



Aalborg Universitet

AALBORG UNIVERSITY
DENMARK

Kapitel I-5 Konvergente grupper og syntaksonomi

Arler, Finn

Published in:
Biodiversitet. Videnskab Kultur Etik

Publication date:
2009

Document Version
Også kaldet Forlagets PDF

[Link to publication from Aalborg University](#)

Citation for published version (APA):
Arler, F. (2009). Kapitel I-5 Konvergente grupper og syntaksonomi. I *Biodiversitet. Videnskab Kultur Etik* (Bind 1, s. 133-180). Aalborg Universitetsforlag.

General rights

Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal -

Take down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us at vbn@aub.aau.dk providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Konvergente grupper og syntaksonomi

”En Videnskab opstaar ikke paa eengang; dens Hovedidéer existere, henkastes, berøres i Forbigaaende, eller afhandles inden man endnu ahner at disse Idéer i sin Tid ville udgiøre en selvstændig Green af vort Kundskabsvæsen. Saaledes gik det ogsaa med Plantegeografien.”¹ Således skrev Joakim Frederik Schouw, da han i 1822 forsøgte at kortlægge oprindelsen til den plantegeografi, som endnu var funklende ny som selvstændig disciplin. Skulle man finde de tidligste brikker, måtte man kigge i værker med andre betegnelser. Bedst var det at lede i de landområde-floraer, der dukkede op omkring overgangen til det 18. århundrede eller i de rejsebeskrivelser, ophavsmændene ofte forfattede (jf. kapitel 12).

Den første, der efter Theofrast helt udtrykkeligt bragte idéen om en systematisk behandling af planternes geografi (og historie) på bane, var antagelig den tyske botaniker Carl Ludwig Willdenow, der ved 1700-tallets udgang viede det sjette kapitel af sin lærebog i botanik til planternes udbredelseshistorie. Willdenow definerede her plantehistorie som en undersøgelse af klimaets og andre naturforholds indflydelse på den lokale vegetation, af de forandringer som plan-

¹ Joakim Frederik Schouw: *Grundtræk til en almindelig Plantegeographie*, København: Den Gyldendalske Boghandlings Forlag 1822, p. 19.

terne måtte undergå i kraft af de lokale betingelser, samt af planternes vandringer og udbredelse over jordkloden.²

Grundtanken hos Wildenow er den, at jordbund, beliggenhed, kulde, hede, tørke og fugtighed har så afgørende indflydelse på vegetationen, at hver egn vil rumme sit særegne kontingent af planter.³ Ikke mindst temperaturen må spille en afgørende rolle, antog Wildenow, eftersom varme områder har langt flere og større planter end kolde områder, med mindre vedvarende tørke begrænser planternes livsmuligheder.

Wildenows idé om en særlig disciplin, plantehistorie eller plantegeografi som den senere blev betegnet, opstod ikke ud af ingenting. I hele det forudgående århundrede var der udkommet en stribe plantebeskrivelser, floraer, der tog udgangspunkt i et afgrænset område. Hvert land havde efterhånden fået – eller var i gang med at få – udgivet oversigter over planteverdenen indenfor dets grænser. Selv mere afgrænsede områder fik i mange tilfælde deres helt egen flora. Botanikere blev samtidig sendt til fremmede egne for at kortlægge disse egne planteverden. Ikke kun for at finde nye nyttige arter, men tillige som del af 1700-årenes oplysningsprojekt.

En af de mest aktive skikkelser var Carl von Linné, der sendte sine elever ud i alverdens kroge for at kortlægge planteverdenen (kapitel 12). Linné var blandt de første til at pointere ”naturens økonomi,”⁴ det afstemte samspil der findes i det enkelte område med dets særegne plante- og dyreliv. Alt i naturen forløber her i ”et uafbrudt kredsløb,” hvor alt er forbundet som ”lænker i en ordenskæde”⁵ eller som delelementer i en samlet ”orden og ligevægt,” der er så viseligt indrettet, at ingen art forsvinder.⁶ Inden for ordenen er hver art anvist en særlig boplads, nogle i varme lande, andre i mere tempererede lande, nogle sågar i bjerge eller polarområder. Hver især trives de bedst på netop det levested, de er blevet tildelt.⁷

For Linnés egen forskning fik denne erkendelse aldrig nogen central betydning. Det gjorde den heller ikke for Wildenow. På trods af enkelte tilløb til opdeling i klimatiske og biogeografiske zoner, forsøger Wildenow sig ikke med opstilling af et klassifikatorisk system eller en geografisk oversigt over planter-

² Wildenow (1794), op.cit, p. 176. Bogen udkom på tysk i 1792, og er oversat af Henrik Steffens, der i den danske udgave tilføjede et afsnit om botanikkens udvikling i Danmark.

³ Wildenow (1794), p. 278.

⁴ Carl von Linné: ”Oeconomia Naturae/Naturens økonomi” (1750), in: Linné (1906), og ”De Politeia Naturae/Naturens ordning” (1760) i både Linné (1906) og Linné (1962)

⁵ Linné (1760/1962), p. 61. De forskellige planter tildeles tillige roller hentet fra samtidens hierarkisk ordnede samfundsliv: husmænd, bønder, adel, magnater, betjente, soldater og fosterforældre (pp. 67ff).

⁶ Linné (1760/1962), p. 73. Mennesket er som andre arter underkastet denne balance. Bliver menneskene for mange, vil sult, sygdomme og krige genoprette ligevægten (p. 95).

⁷ Linné (1760/1962), p. 65f. At denne fordeling er svær at ændre på, måtte Linné selv sande efter utallige forsøg på at omflytte eksotiske planter til den botaniske have i Uppsala.

nes udbredelse. Tværtimod gør han meget ud af at betone, at planterne bestandigt spreder sig til nye egne ved hjælp af vind, vand, fugle og dyr – og ikke mindst de mange menneskelige aktiviteter fra krige og erobringstogter over folkevandringer til søfart og handel.⁸

Det mest bemærkelsesværdige er for Wildenow ikke, at forskellige steder har hver sin særegne vegetation, men snarere i hvor høj grad planter er i stand til at klare sig under fremmede forhold, og selv skaber livsmuligheder for hinanden på selv de mest ufrugtbare lokaliteter. Har et frø først formået at spire i en gold klippes sprække, har det samtidig banet vejen for andre, og stribevis af planter står parat til at overtage pladsen.

Det er derfor også Wildenows elev, Alexander von Humboldt, der regnes for plantegeografiens grundlægger. Udgangspunktet for Humboldt var en dyb fascination af, hvordan organismer har formået at udbrede sig og sætte præg på alle dele kloden. En udbredelse der, bortset fra de allermest ekstreme steder, sætter afgørende aftryk på landskaberne, på naturens mangfoldige ansigter. Alle lokaliteter er tildækket med lag af organisk materiale på de mest forskelligartede måder. Jo varmere og fugtigere, desto tættere og mere farverigt forskelligartet synes plantedækket at være. Enhver zone har dog sine særlige kvaliteter og en helt særegen karakter – et særligt ansigt og en egen ”naturfysiognomi.”⁹

Opgørelsen af planteverdenen i klassiske taksonomi efter frugtlegemets opbygning var vigtig, men ikke tilstrækkelig – hverken til at indfange genstanden som helhed eller til at give tænkende mennesker materiale til eftertænk-somhed. Hertil måtte, skriver Humboldt i et brev til Friedrich Schiller, efterstræbes ”noget højere” af den type, som Aristoteles og Plinius søgte i naturhistorien: en forening med naturfilosofien eller med det æstetiske.¹⁰ Humboldt tiltænkte plantegeografien denne rolle. Den skulle sørge for at skabe sammenhæng, mellem planterne indbyrdes og i forhold til deres omgivelser, og den skulle skabe på én gang videnskabeligt og æstetisk prægede billeder heraf. Humboldt brugte da også betegnelsen ”naturmalerier” om sine fremstillinger, selvom de er mere præget af tabeller og nøgterne opgørelser over højde- og temperaturforhold end af poetisk billedsprog.

Humboldts udkast til en plantegeografi var i realiteten et udkast til flere former for videnskabelighed. Den første har til hensigt at ordne den eksisterende planteverden geografisk, dvs. registrere og forklare fordelingen af planter med udgangspunkt i temperatur-, fugtigheds-, jordbunds- og højdeforhold. Den

⁸ Wildenow (1794), p. 290f

⁹ Alexander von Humboldt: ”Idée zu einer Physiognomik der Gewächse,” in: *Ansichten der Natur* (1806, 3. udgave 1849), Bd. 2, red. Hanno Beck, Studienausgabe Bd. V, Darmstadt: Wissenschaftliche Buchgesellschaft 1987, p. 181.

¹⁰ Alexander von Humboldt til Friedrich Schiller 6/8 1794, optrykt i Humboldt: *Schriften zur Geographie der Pflanzen*, red. Hanno Beck, Studienausgabe Bd. I, Darmstadt: Wissenschaftliche Buchgesellschaft 1989, p. 35; jf. også ”Idée zu einer Geographie der Pflanzen (1807),” sammesteds, pp. 44f.

anden er en plantehistorie i ordets moderne betydning, dvs. en systematisk optegnelse af planternes bevægelser på jordkloden, sådan som det også blev foreslået af Wildenow. Den tredje form for videnskab, Humboldt foreslog, er plantefysiognomien, hvis hensigt er at optegne planteverdenens ”hovedtyper,” ”urformer,” ”grundgestalter” eller ”prototyper.”

Jeg skal i det følgende se nærmere på to af disse tilgange. I første del drejer det sig om den fysiognomiske, funktionelle eller livsformsmæssige opdeling af organismer, dvs. opdelinger, der i modsætning til den klassiske taksonomi er baseret på *konvergente* egenskaber. I anden del skal jeg se på den systematiske klassifikation af vegetationer – eller mere bredt: af biotoper, habitater eller økologiske systemer – i den såkaldte syntaksonomi. Den historiske tilgang med fokus på organismernes bevægelser på kloden har jeg valgt kun indirekte at berøre.

Fysiognomisk og funktionel klassifikation

Humboldt foreslog at udvikle en særlig plantefysiognomi, fordi både planter og dyr synes at optræde i nogle faste tilbagevendende typer. Man genkender i mangefoldet af organismer og arter visse hovedformer, der optræder med lettere varierende udtryk fra sted til sted. Disse plantefysiognomiske grundformer bestemmer den samlede naturfysiognomis grundstruktur. Variationsmulighederne er uendelige, mens grundformerne synes bestandige.

Humboldt skelnede mellem botanisk og plantefysiognomisk systematik.¹¹ I klassisk taksonomi fra Cesalpino til Linné baseredes systemet på forskelle i frugtlegemets opbygning, ofte med den konsekvens, at planter, der er meget forskelligartede i både størrelse og virkemåde, anbringes i samme gruppe. Selv når hele ”ensemblet” af karakterer inddrages, går de taksonomiske klassifikationer ofte på tværs af de opdelinger, man ville vælge, hvis man uden taksonomisk kendskab skulle beskrive et landskab med dets markante livsformer. Humboldt ønskede at placere planter med stor fysiognomisk ensartethed – bedømt på ”totalindtrykket” – i samme gruppe.

Hvilke kriterier, der skal anvendes, er dog langt fra klart. Humboldt opdelte i sit udkast til en plantefysiognomik fra 1806 planteverdenen i 16 grundformer, som han forventede forøget gennem fremtidig forskningsindsats.¹² Året efter er antallet 17, nogle af navnene er ændret, og formerne er angivet i en anden rækkefølge.¹³ Humboldts opdelinger er i begge udgaver primært bestemt af den umiddelbare fremtræden, ikke af virkemåde og funktion. Eugen Warming

¹¹ Humboldt (1806/1987), p. 184ff.

¹² Formerne er palme, pisang/banan, palme, malvaceer og bombaceer, mimose, hedevækster, kaktus, orkidé, casuarina, nåletræ, lian, aloë, græs, træbregne og lilje.

¹³ A. von Humboldt: ”Idée zu einer Geographie der Pflanzen (1807),” in: Humboldt (1989), pp. 62ff.

betegner senere opdelingen som æstetisk, understreget af, at Humboldt især har medtaget store iøjnefaldende planter – og finder en kunstnerisk gengivelse af dem nok så interessant som en botanisk beskrivelse.¹⁴ Warming bemærker også, at Humboldt er tilbøjelig til at glemme fysiognomi og funktion og lader familier fra den klassiske taksonomi indgå som grundformer.¹⁵ Grundformerne modsvarer da også livsformer i den samtidige botanik. Humboldt liste over dyreverdenens fysiognomiske grundformer modsvarer tilsvarende zoologiens livsformer: insekter, krebsdyr, reptiler, fugle, fisk og pattedyr.

Efter Humboldt nedtonedes den fysiognomiske tilgang i lang tid blandt plantegeografer. Kun i rejsebeskrivelser, heriblandt P.W. Lunds, synes en fysiognomisk beskrivelsesmåde at have haft betydning.¹⁶ Joakim Frederik Schouw nævner den end ikke i sin oversigt over plantegeografiens elementer og hjælpe-discipliner fra 1822.¹⁷ I stedet bruger han tillempede taksonomiske familier som græsser, halvgræsser, palmer, kaktus, etc. Andetsteds opdeles efter henholdsvis levested, livsmedie og befæstelsessted.¹⁸

Den mest markante udvikling i studiet af fysiognomiske grundformer er dog den tyske plantegeograf August Grisebachs arbejder, kulminerende i en oversigt fra 1872 over jordens vegetation. Grisebach skelnede her mellem 7 hovedgrupper af planteformer, der modsvarer Theofrasts livsformsgrupper: vedplanter, saftplanter, slyngplanter, epifytter, urter, græsser og celleplanter.¹⁹ Disse grupper differentieredes efterfølgende i 54 undergrupper. Opdelingen er mere logisk end Humboldts, men stadig ikke baseret på særligt klare principper og sammenblander livsformskategorierne fra klassisk taksonomi, fysiologiske fremtræden og biologisk betydning eller økologisk funktion. I et senere værk skelnes igen mellem 7 grundformer, der nu defineres efter forholdet til temperatur og nedbør.²⁰ Det er således ikke længere taksonomi og homologi, der læg-

¹⁴ Humboldt (1806/1987), pp. 190f; Humboldt (1807/1989), pp. 62 og 64.

¹⁵ Eug. Warming: *Om planterigets livsformer*, København: 1910, p. 3. Både Grisebach og Warming skriver, at Humboldt forklarer forskellen mellem klassisk og plantefysiognomisk systematik på den måde, at den klassiske systematik fortrinsvis har haft øje for *artens* bevarelse ved at se på forplantningsorganerne, mens den fysiognomiske omvendt ser på midlerne til *individets* bevarelse (A. Grisebach: *Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung. Ein Abriss der vergleichenden Geographie der Pflanzen*, Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann 1884, Bd. 1., pp. 9f). Jeg har ikke selv kunnet finde formuleringen hos Humboldt.

¹⁶ Jf. G. Einar du Røitz: *Zur methodologische Grundlage der modernen Pflanzensociologie*, Wien: Adolf Holzhausen 1921, pp. 40f.

¹⁷ Joakim Frederik Schouw: *Grundtræk til en almindelig Plantegeographie*, København: Den Gyldendalske Boghandlings Forlag 1822, pp. 11ff.

¹⁸ Schouw (1822), pp. 131ff, 137ff og 225ff.

¹⁹ Grisebach (1884), p. 11ff.

²⁰ Grisebach skelner mellem plantegrupper knyttet til henholdsvis kolde klimaer, kølige klimaer med vinterkulde, steppeklima, trope- og subtropisk klima uden tørke, tropevarme og stor fugtighed, klimaer med længere tørkeperioder.

ges til grund, men konvergente eller analoge træk, udviklet under ensartede klimatiske betingelser.

Efharmonisk konvergens

Mens Grisebach forblev skeptisk overfor darwinismen, så gjorde den i stigende grad sin indflydelse gældende, og med den genopstod ambitionen om at se organismerne som afpassede efter omgivelserne. En ambition der forstærkedes af Ernst Haeckels formulering af begrebet 'økologi' i 1866.²¹ Den røde tråd blev derefter, med Warmings formulering, "Paavisningen af Harmonien i Naturen mellem Redskabet og Arbejdet, mellem Organismen og Kaarene, under hvilken den lever." Det betød, at teleologien, "Læren om det Hensigtsmæssige," der næsten var glemmt, kom til ære og værdighed igen.²² Teleologiens forklaring på fysiognomiske forskelligheder og funktionsmæssige konvergenser kunne anvendes i den plantefysiognomiske systematik.

Grisebachs elev Oscar Drude opdelte på den baggrund planteverdenen i 7 vegetationsklasser.²³ Opdelingen er forskudt fra det æstetiske og taksonomiske i retning af det funktionelle. Han understregede dog, at det fortsat var et åbent spørgsmål, hvilke af de økologiske (eller med den franske botaniker Vesques udtryk "efharmoniske" eller "efharmoniske") funktioner, der måtte betragtes som vigtigst. Han valgte selv at tage udgangspunkt i planternes håndtering af de vanskeligste vilkår, hvilket i hvert fald under nordlige himmelstrøg er bevarelsen af knopper og skud under de kolde hvileperioder. Denne pointe var helt central hos Christen Raunkiær, ophavsmand til den mest indflydelsesrige af de opdelinger af konvergente livsformer, som udarbejdedes fra slutningen af 1800-årene. Raunkiær tog udgangspunkt i en evolutionær tolkning (som Warmings mere lamarckistisk end darwinistisk), hvor planternes afstemthed med omgivelserne følger af en historisk tilpasning til givne vilkår.²⁴ Princippet for opdelin-

²¹ Ernst Haeckel: *Generelle Morphologie der Organismen*, Berlin: Georg Reimer 1866, Bd. II, pp. 234ff. Haeckel refererer til Linnés begreb om „naturens økonomi,“ og understreger, at det ikke alene handler om organismernes forhold til lys, temperatur, fugtighed etc. Det indbyrdes samspil er den vigtigste faktor for udviklingen i et område.

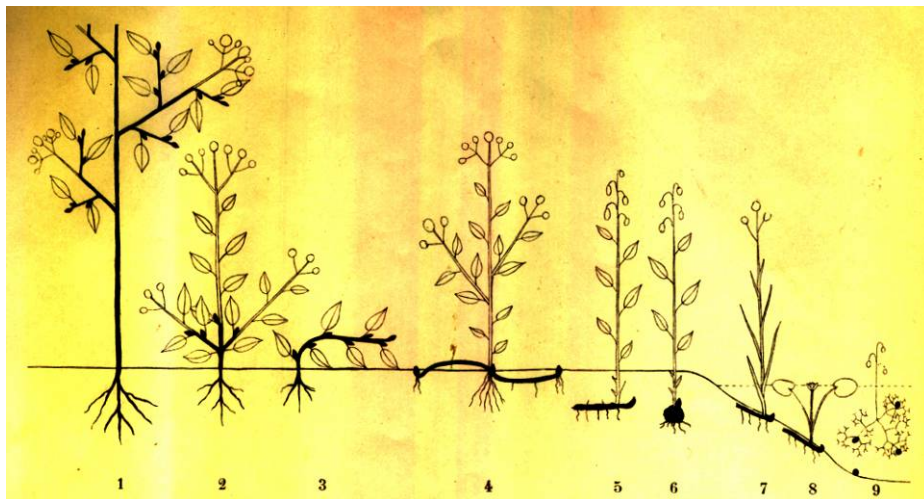
²² Warming (1910), p. 7.

²³ Drude skelner mellem træplanter med bladvækst (herunder buske, lianer og mangrove), bladløse træplanter (bl.a. sukkulenter), halvbuske, heterotrofe flerårige urter (bl.a. epifytter), autotrofe vækster (i jord, fersk- eller saltvand), laver, svampe og andre klorofylløse vækster.

²⁴ Christen Raunkiær: *Planterigets Livsformer og deres Betydning for Geografien*, København og Kristiania: Gyldendalske Boghandel/Nordisk Forlag 1907, pp. 3ff. Den lamarckistiske tilgang var mere udbredt end den darwinistiske. Planteverdenens afstemthed med omgivelserne var så udpræget, at den ikke kunne forklares tilstrækkeligt gennem det darwinistiske "Spil af Tilfældigheder," men måtte bero på "en i Organismerne nedlagt mærkværdig Evne til at regulere deres Bygning i Harmoni med skiftende Kaar" (Warming 1910 p. 40; jf. også William Coleman: "Evolution into Ecology? The Strategy of Warming's Ecological Plant Geography," in: *Journal of the History of Biology* 19 (2) 1986: 181-196).

gen er at tage udgangspunkt i de vilkår, som er mest afgørende for planterne i de vanskeligste perioder.

I en vis forstand er alle forhold ganske vist lige vigtige, skriver Raunkiær med von Liebig's lov om den begrænsende faktor i baghovedet, eftersom mangelen på en enkelt brik kan være ødelæggende, uanset hvad for en der er tale om.²⁵ Han definerede da også livsform som den samlede "Sum af de Organisationsforhold gennem hvilke Planterne staar i Forhold til Livsvilkaarene." Nogle vilkår er imidlertid nogenlunde ensartede overalt, f.eks. atmosfærens sammensætning, og er ikke til megen glæde ved en opdeling. Andre veksler alt for meget til at kunne være til hjælp. Det gælder f.eks. lysmængde, jordbund og det indbyrdes forhold arterne imellem. To forhold er dog ideelle for en klassifikation: fugtigheden og temperaturen. Begge er geografisk meget uensartet fordelt, men forefindes kontinuerligt over større stræk. Blandt de to syntes fugtigheden, vandet og nedbøren at spille den væsentligste rolle for anatomi og morfologi, mens begge forhold ligemæssigt er afgørende for den geografiske fordeling på jordkloden. Det er ifølge Raunkiær disse to forhold, man bør starte med, når man skal opdele planteverdenen i livsformer.²⁶



Figur 5.1. Et udsnit af de raunkiær'ske livsformer, tegnet af Raunkiær's kone Ingeborg. 1 er en luftplante, 2-3 er jordfladeplanter, 4 er en jordskorpeplante, 5-6 er jordplanter, 7 er en sumpplante, mens 8 og 9 er henholdsvis fæstnede og svævende vandplanter. Livsformerne er opdelt efter konvergente træk, ikke efter slægtskab.

Den oprindelige plantelivsform antages at svare til de gunstigste vilkår, svarende til de fugtigste dele af tropenerne. Her kan planterne udfolde sig uden begrænsninger mht. fugtighed og temperatur, og behøver ingen særlig beskyttelse af knopper og skud. Raunkiær betegner disse planter som "Luftplanter,"

²⁵ Christen Raunkiær: "Livsformernes Statistik som Grundlag for biologisk Plantegeografi," in: *Botanisk Tidsskrift* 29 (1), 1908, p. 42.

²⁶ Raunkiær (1908), p. 43.

fordi de udfolder sig frit i luften. De typiske luftplanter kan så igen underopdeles efter bl.a. størrelse. "Jordfladeplanterne" holder knopper og skud tæt ved jordoverfladen. "Jordskorpeplanterne" holder dem i jordskorpen. "Jordplanterne" holder overlevende knopper – rod, løg, rodknolde etc. – skjult i jord eller vand. Den sidste livsform er de enårige planter, der overlever ugunstige tider som frø. Grundtyperne kan underopdeles efter behov. I alt opregner Raunkiær 30 grundformer, der af praktiske grunde indskrænkes til 10.²⁷

En systematisk opdeling af arter på livsformer kan danne grundlag for en opdeling af jordoverfladen i "planteklimatiske riger og provinser." Betingelserne kan systematiseres ved hjælp af såkaldte hydrotermfigurer (Raunkiærs egen opfindelse), der sammenstiller temperatur og nedbør. Statistiske opgørelser over livsformernes relative dominans gør det muligt at fastlægge biogeografiske grænser. I hvert klima er bestemte livsformer relativt eller absolut dominerende.²⁸ I Danmark er f.eks. kun omkring 7 % luftplanter, mens halvdelen er jordskorpeplanter. Omvendt er luftplanterne dominerende i tropelande, der ikke generes af tørke- eller kuldeperioder.

Eugen Warming gjorde senere opmærksom på, at fugtighed og temperatur ikke er så altdominerende faktorer, at statistiske opgørelser over de raunkiærske livsformer alene kan lægges til grund. Både forskelle i plantesamfundenes alder, forskelle i jordbund og organismernes indbyrdes samspil har afgørende betydning. Den beskedne alder gør eksempelvis det nordeuropæiske område langt fattigere på arter end det tropiske, og kampen mellem organismer kan langt fra betragtes som tilendebragt så kort tid efter seneste istid. Desuden afgør forskelle i jordbund og kulturelle påvirkninger ofte kampen mellem skov og slette – en kamp af stor betydning for forholdstallet mellem livsformer.²⁹

Warmings egen opdeling af "fysiognomiske Typer" er mere kompleks end Raunkiærs. Der skal tages hensyn til alle de forhold, der spiller ind på planternes økologi. Planter har på linie med mennesker brug for det daglige brød, bolig med lys, vand og varme, klæder og værktøj. I modsætning til Raunkiær, der valgte fugtighed og temperatur som ledetråd, starter Warming med fødeoptaget, "Planternes daglige Ernæringsarbejde." Først derefter kommer "Vandøkonomien" og som tredje led "Epharmonien med Aarstiderne" med fokus på måden at overleve de vanskeligste perioder.³⁰

²⁷ Raunkiær (1907), p. 128ff. De ti grundformer er: kæmpe- og storluftplanter, småluftplanter, dværgluftplanter, epifytter, stængelsaftplanter, jordfladeplanter, jordskorpeplanter, jordplanter, vand- og sumpplanter samt de enårige frøspredere. Det er disse ti grundformers procentuelle fordeling, Raunkiær laver statistik på (Raunkiær 1908, pp. 44f).

²⁸ Raunkiær (1907), pp. 123ff. Det er ikke afgørende, om "en Art er indvandret ved Vindens, Dyrenes eller Menneskets Hjælp (...) Mennesket hører jo ligesaa vel som Dyrene med til Naturen." Vigtigere er, om arten "kan hævde sig en Plads i vor Flora uden Hjælp af Menneskets Kultivering af Jorden," hvad mange ukrudsplanter lever højt på (pp. 124f).

²⁹ Warming (1910), pp. 22ff.

³⁰ Warming (1910), p. 53; Eug. Warming: *Økologiens Grundformer. Udkast til en systematisk Ordning*, København: Andr. Fred. Høst & Søn 1923, p. 6.

Den basale opdeling er mellem heterofyter (eller heterotrofer eller al-
lotrofer), dvs. snylte- og rådblplanter der lever af levende eller dødt organisk ma-
teriale, og autofyter (eller autotrofer), der selv formår at optage uorganiske stof-
fer, herunder ikke mindst optagelse af luftens kulstof gennem fotosyntese. De
sidste opdeles dernæst i bogen *Planterigets livsformer* i 5 klasser: vandplanter,
mosser, laver, lianer og såkaldt autonome landplanter. Hver af disse klasser
underopdeles herefter yderligere i flere led.

Også i *Økologiens grundformer* skelner Warming overordnet mellem au-
totrofer og heterotrofer, mens autotroferne nu opdeles i henholdsvis vand- og
luftplanter. Efter nok et par opdelinger ender han med 17 basale klasser, der i
resten af bogen opsplittes i et par hundrede plantetyper efter funktionelle, øko-
logiske eller ”efharmoniske” egenskaber. Opdelingen er hierarkisk som den
aristotelisk-linnéske taksonomi, og rummer op til 10 kategoriale niveauer, hvor
der kun allerøverste i systemet kan sammenlignes på tværs. Længere nede for-
svinder ensartetheden, selvom Warming har bestræbt sig på at inddrage de
egenskaber, som planterne adskiller sig på, i samme (tilfældige) rækkefølge
indenfor hver af de 17 klasser. Klassifikationen ender som helhed med at være
akkurat lige så kompleks og uoverskuelig som planteverdenen selv.

Warming definerede ’livsform’ som den form, en plante antager for at
opnå harmoni med omverdenen under livsførelsen hele vejen fra vugge til grav.
Livsformen afspejler den måde, individet skaffer sig næring og sikrer sig mod
omverdenens omskifteligheder. Indenfor hver livsform optræder ”efharmonisk
Konvergens” eller ”analog Formdannelse” på trods af forskelligartet genealogi.
Vilkårene præger planternes former så stærkt, at arter, der befinder sig langt fra
hinanden i beslægtethedens system, kan optræde morfologisk og anatomisk
ensartet, når de lever under ensartede betingelser.³¹

Laug, nicher og funktionelle grupper

Raunkiær og Warmings opdelinger i livsformsgrupper modsvarer ikke takso-
nomiens, men udgør et egentligt alternativ. Ikke mindst i løbet af de seneste
årtier har der været stigende opmærksomhed omkring sådanne opdelinger efter
analoge eller konvergente træk. I flere tilfælde direkte inspireret af Raunkiær.
De to betegnelser, der oftest anvendes, er ’laug,’ et udtryk der primært anvendes
af zoologer, og ’funktionel gruppe.’ Også andre betegnelser som eksempelvis
’ækvivalente økomorfotyper’ er i omløb.

³¹ Warming (1910), pp. 27ff. Warming skelner mellem efharmonisk varierende, stabile og indif-
ferente egenskaber (pp. 43ff). De varierende egenskaber er mest interessante, fordi de klartest
fremviser konvergenser. Grænserne mellem de tre typer er dog flydende. Alle er de kommet til på
et tidspunkt, og stabile egenskaber vil typisk være ældre end labile (p. 5).

Begrebet 'laug' eller 'gilde' (*guild*) anvendtes første gang af ornitologen R.B. Root i 1967.³² Root var ikke direkte ophavsmand til navnet, men overtog det fra plantegeograferne fra slutningen af 1800- og begyndelsen af 1900-tallet. *Guild* var den engelske oversættelse af de tyske *Genossenschaften* (benyttet af Schimper) eller *Artengenossenschaften* (benyttet af Drude), og anvendtes første gang af Frederick Clements i 1905. Disse begreber modsvarer Warmings 'livsform' og Grisebachs 'vegetationsform'.³³

Roots relancering blev afsæt for en række studier af artsgrupper, der var sammenlignelige uden at være direkte beslægtede. Han definerede 'laug' som en gruppe af arter, der udnytter den "samme klasse af ressourcer på ensartet måde," eller som har "ensartede udnyttelsemønstre" i forhold til de tilstedeværende ressourcer, men også som grupper med "meget ensartede økologiske roller inden for et fællesskab."³⁴ Dette ligger ikke langt fra et ældre begreb, som stammer fra belgieren van Beneden, nemlig 'kommensaler,' dvs. grupper af arter, der er i indbyrdes konkurrence, fordi de, med Warmings udtryk, "spise ved samme Bord."³⁵ Root paralleliserede 'laug' i økologisk systematik med 'slægt' i den linnéske taksonomi. Han antog, at begrebet kunne anvendes til at betegne økosystemers basale byggesten, så man kunne reducere antallet af komponenter og give mulighed for sammenlignende studier af de forskellige systemer. Det er dog uklart, om han forestillede sig en egentlig klassifikation.

Begrebet 'funktionel gruppe' blev første gang brugt af entomologen Kenneth W. Cummins i nogle artikler fra 1973 og frem. Cummins fokuserede især på forskelle i insekters måde at tilegne sig forskellige føderessourcer i (her: vandbaserede) trofiske netværk.³⁶ Nogle tyggede eller skar i planter, andre skrabede alger af sten eller planter, eller filtrerede vandet for organisk materiale, mens predatorer enten slugte eller udsugede byttedyr. Tilegnelsesmåder og fødeemner blev konstitutive for de funktionelle grupper.

De to begreber 'laug' og 'funktionel gruppe' (eller 'funktionel type,' 'økologisk gruppe,' 'adaptivt syndrom' etc.) er med tiden blevet brugt mere

³² Richard B. Root: "The Niche Exploitation Pattern of the Blue-Gray Gnatcatcher," in: *Ecological Monographs* 37 (4), 1967: 317-350.

³³ Warming oversatte selv *Genossenschaften* med "Selskaber," der defineredes som grupper af "Arter, som kunne høre til helt forskellige Samfund, men som navnlig af klimatiske Grunde vise fælles Træk i den geografiske Udbredelse." Eug. Warming: *Den danske Planteverdens Historie efter Istiden*, København: J.H. Schultz 1904, p. 61. Han også betegnelsen 'laug,' men det var til at betegne særlige "Bestande" eller "Samlag" af arter, forstået som særlige dele af de generelle "Plantesamfund" (Warming 1895, p. 8).

³⁴ Root (1968), pp. 335f.

³⁵ Warming (1895), pp. 91ff. Visse kommensaler er mindre konkurrenceprægede, da nogle arter nok spiser ved samme bord men "af forskellige Retter."

³⁶ Kenneth W. Cummins: "Trophic Relations of Aquatic Insects," in: *Annual Review of Entomology* 18, 1973: 183-206.

eller mindre synonymt,³⁷ selvom flere forfattere har forsøgt at fastholde en forskelligartet betydning.³⁸ Den betydning af 'laug,' som anvendtes hos zoologen Root, var således primært knyttet til udnyttelsen af samme afgrænsede gruppe af ressourcer, og fokus er da også i høj grad rettet mod konkurrenceforhold. Hovedparten af dem, der har anvendt begrebet 'laug' om artsgrupper, har holdt sig til relativt beslægtede grupper (f.eks. fugle eller større græssere). Her-til kommer, at planter groft sagt anvender samme ressourcer, og ikke kan organiseres i laug i den snævre betydning af begrebet.

Uanset om man opretholder et skel eller ej, så er det afgørende, at der er tale om grupper af organismer, der genealogisk set kan være ganske forskellige (i enkelte tilfælde er så forskellige grupper som fugle og myrer blevet anbragt i samme laug), men som varetager relativt ensartede funktioner i et økologisk system. Opdelingen i laug og funktionelle grupper følger således en ganske anderledes logik end opdelingen i de taksonomiske hierarkier. Begreberne 'laug' og 'funktionel gruppe' kan betragtes som et modsvar til begrebet 'niche.' Hvert laug eller hver funktionel gruppe udfylder således en helt særlig niche i et økologisk system. 'Niche'-begrebet er imidlertid dobbelttydigt, og en af Roots hensigter var da også at introducere et nyt begreb for at aflaste 'niche.'

Betegnelsen 'niche' blev første gang brugt i 1917 af ornitologen J. Grinnell i en artikel om californiske drosler.³⁹ Det betegnede her de mangeartede miljømæssige forudsætninger for den enkelte arts overlevelse. Arten befandt sig i en økologisk niche, næsten på samme måde som man kan befinde sig i en niche i en bygning. Bygningen består ikke blot af de fysiske elementer som temperatur, fugtighed etc., men tillige af de omgivende organismer, som bl.a. giver næring, læ, forbedrede jordbundsforhold og støtte. Grinnells tolkning af 'niche'-begrebet ligger ikke langt fra G. Evelyn Hutchinsons definition (fra 1950'erne), ifølge hvilken en arts niche udgør "et n -dimensionelt hypervolumen, hvori hvert punkt svarer til en miljøtilstand, som tillader arten S_i at eksistere uendeligt."⁴⁰

³⁷ Charles P. Hawkins & James A. MacMahon: "Guilds: The Multiple Meanings of a Concept," in: *Annual Review of Entomology* **34**, 1989: 423-51; Daniel Simberloff & Tamar Dayan: "The Guild Concept and the Structure of Ecological Communities," in: *Annual Review of Ecology and Systematics* **22**, 1999: 115-143; J. Bastow Wilson: "Guilds, functional types and ecological groups," in: *Oikos* **86**, 1999: 507-522; Jennifer C. Duckworth, Martin Kent & Paul M. Ramsay: "Plant functional types: an alternative to taxonomic plant community description in biogeography?" in: *Progress in Physical Geography* **24** (4), 2000: 515-542; Galina V. Semanova & Eddy van der Maarel: "Plant Functional Types: A Strategic Perspective," in: *Journal of Vegetation Science* **11** (6), 2000: 917-922.

³⁸ Således Jacques Blondel: "Guild or functional groups: does it matter?" in: *Oikos* **100** (2), 2003: 223-231.

³⁹ J. Grinnell: "The niche-relations of the California Thrasher," in: *The Auk* **34**, 1917: 427-433. Jf. også Matthew A. Leibold: "The Niche Concept Revisited: Mechanistic Models and Community Context," in: *Ecology* **76** (5), 1995: 1371-1382.

⁴⁰ G. Evelyn Hutchinson: "Concluding Remarks," in: *Cold Spring Harbor Symposium, Quantitative Biology* **22**, 1957: pp. 415-27.

Grinnells 'niche'-begreb var primært, hvad John Vandermeer senere har kaldt "potentielt" eller "præ-interaktivt," dvs. det refererede til det rum, en art ville kunne udfylde, hvis ikke andre arter begrænsede den.⁴¹ Der er dog ganske meget interaktion i Grinnell og Hutchinsons nicher, da næring, læ etc. forudsætter at andre arter allerede har udvidet det potentielle råderum. Charles Elton gav et årti senere end Grinnell begrebet 'niche' en mere aktiv betydning, således at det betegnede artens *rolle* i et økologisk fællesskab. En rolle, der bl.a. er bestemt af størrelse og effekter på andre arter gennem fødekæder og konkurrence.⁴² Pointen er den samme som ved introduktionen af 'laug' og 'funktionelle grupper': det bliver muligt at sammenligne roller og strukturer på tværs af både økologiske samfund og taksonomiske grupper. Ligesom der er en præst i ethvert samfund, skriver Elton, så er der også i ethvert økologisk samfund en rovfugl, der æder mindre pattedyr. Overalt i verden rummer de økologiske samfund et vist antal roller eller "erhverv," som nogen udfylder.

Mange er ligesom Elton slået af den ensartethed eller evolutionære konvergens, der gør sig gældende på tværs af økologiske samfund. Artsgrupper med forskellig genealogi har spredt sig gennem såkaldt "adaptiv udstråling" (eller "radiation"), så de udfylder ensartede funktioner, nicher eller roller.⁴³ Der er en række gode eksempler. Den australske fauna består i vid udstrækning af arter, som ikke findes på de øvrige kontinenter, men fordelingen på typer er ikke desto mindre meget lig den, man finder andetsteds. For hvert pattedyr (eller pattedyrstype) på de øvrige kontinenter synes der at have udviklet sig et australsk modsvar. Store og tunge, små og lette, hurtige og langsomme, herbivorer, omnivorer og carnivorer, rov- og byttedyr, klatrende, springende og gravende, sågar svævende, alle er de der – og med påfaldende ensartede træk når de varetager ensartede funktioner.

⁴¹ John H. Vandermeer: "Niche Theory," in: *Annual Review of Ecology and Systematics* 3, 1972: pp. 107-132. 'Niche' er i denne betydning vanskelig at skelne fra 'habitat' eller ældre betegnelser som 'station,' 'ståsted' eller 'levested.' Mange bruger 'habitat' som betegnelse for levestedet for et økologisk samfund, hvor 'niche' oftere er knyttet til populationen eller individet. Denne brug er dog langt fra konsekvent, og 'habitat' blev da også oprindeligt brugt til at betegne en populations levested. En anden måde at adskille de to er at forbinde 'habitat' med generelle livsbetingelser i et område (det som Root ville holde 'niche'-begrebet fast på) og 'niche' med organismernes specifikke roller (hvor Root bruger 'laug'). Denne skelnen er dog vanskelig at fastholde konsekvent (jf. også hertil Kenneth Petren: "Habitat and Niche, Concept of," in: *Encyclopedia of Biodiversity*, Vol. 3, Academic Press 2001; M. Rejmánek & J. Jeník: "Niche, Habitat, and Related Ecological Concepts," *Acta Biotheoretica* XXIV (3-4), 1975: pp. 100-107).

⁴² Charles Elton: *Animal Ecology* (1927), London: Methuen & Co. 1971, pp. 63ff.

⁴³ Jf. hertil bl.a. G. Evelyn Hutchinson: "Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of Animals?" in: *The American Naturalist* 93 (870), 1959: pp. 145-159; Edward O. Wilson: *The Diversity of Life*, London: Allen Lane, The Penguin Press 1992, kap. 7; Richard Dawkins: *Climbing Mount Improbable*, London: Penguin 1997, og Simon Conway Morris: *Life's Solution. Inevitable Humans in a Lonely Universe*, Cambridge University Press 2003. Alle er fulde af eksempler på konvergente udviklinger.

Tilsvarende er det bemærkelsesværdigt, hvordan der i isolerede samfund med et i udgangspunktet et beskedent antal arter har fundet en spredning sted, som ligner fastlandets, blot fordelt på et genealogisk set snævrere spektrum. Darwins berømte finker på Galapagos-øerne er nok det bedst kendte eksempel (se også kapitel 12). Af et enkelt eller få oprindelige finkepar er blandt andet udviklet verdens eneste vampyrfugleart og en særlig gruppe, der har fundet ud af at stikke kaktusnåle ind i insektfyldte revner. I Victoria-søen i Østafrika findes over trehundrede anerkendte arter af familien *Cichlidae*, der alle synes de at stamme fra en enkelt art, der er indvandret i søen for henved 200.000 år siden. Den genetiske variation blandt disse arter er ikke stor – til gengæld gør der sig markante fænotypiske forskelle gældende. De forskellige arter har specialiseret sig til at udfylde meget forskellige nicher, tilmed på forskellige trofiske niveauer, som ikke på forhånd var optaget af andre artsgrupper.

De 10.000 endemiske insektarter på Hawaii menes at være udviklet fra højst 400 immigrantarter. Mange har ændret sig radikalt både med hensyn til habitat og livsstil. Planteædere er blevet predatorer, akvatiske arter er ændret til terrestriske (eller omvendt), mens andre igen har slået sig ned i mørke huler og efterhånden helt mistet synsevnen. Tilsvarende antages halvdelen af Hawaiis hundrede endemiske fuglearter at stamme fra et enkelt eller få finkepar. Med tiden har forskellige populationer udviklet meget forskelligartede træk (størrelse, næblængde og -form, benlængde, haleform etc.), ændret adfærd, inddraget nye fødeemner osv., og således indtaget nicher, der andre steder er forbeholdt helt andre fuglefamilier. På afsides øer, hvor træer ikke har kunnet udbrede sig på grund af frøspredningens korte rækkevidde, har der blandt plantegrupper, der på kontinentet kun rummer arter af beskeden vækst, udviklet sig arter, der har overtaget træernes og buskenes funktioner.⁴⁴ Vækst har givet en evolutionær fordel i mangel på egentlige træarter. På St. Helena i det sydlige Atlanterhav er det planter indenfor familien *Compositae*, mens det på Hawaii er lobeliearter, der har overtaget træernes rolle.

Funktionelt ensartede egenskaber kan udvikles analogt i højst forskelligartede fylogenetiske linier. F.eks. er øjne udviklet mere end 40 gange i dyreriget, uafhængigt af hinanden og med temmelig forskellig virkemåde.⁴⁵ Eller tag de forskellige veje til flyvning. Hvor flagermusens vinger er forstørrede hudfolder mellem fingrene, er fuglenes vinger dannet af fjer, der oprindeligt primært skulle isolere kroppen. Evolutionshistorien er fuld af eksempler på udviklinger, hvor en anatomisk del, der oprindeligt har haft én funktion, ændres til at varetage en anden. Eller omvendt udviklinger hvor anatomien ændres, så den kommer

⁴⁴ Jf. hertil Wilson (1992), pp. 104ff.

⁴⁵ L.V. Salvini-Plaven & E. Mayr: "On the evolution of photo-receptors and eyes," in *Evolutionary Biology* 10, 1977: pp. 207-263; Dawkins (1997), kap. 5. John Ray bemærker i sin *The Wisdom of God Manifested in the Works of the Creation*, at de forskellige måder at udfylde en rolle på viser skaberens glæde ved diversiteten i skaberværket. Han har ikke ladet sig nøje med et enkelt instrument til hver funktion, men har fornøjet sig med at skabe samme effekt på mange måder (Ray 1691, p. 9).

til at gemme på unyttige levn af længst glemte funktioner. Levn der ikke forsvinder, med mindre de udsættes for selektionspres. Pandaens tommelfinger er ikke en finger men et forvokset håndrodsben, hestens hove er ikke fødder men forvoksede tæer, kyllingefostre har anlæg til tænder, pingvinens vinger er blevet til styrefinner, boaen har rudimenter af bækken og baglemmer osv. Eksemplerne er legio.⁴⁶ Det er denne stadige funktionsudvikling på basis af de forhåndenværende søm, der har fået den franske biolog Francois Jacob til at beskrive naturen som en *bricoleur*, en gør-det-selv klamphugger der gerne slår søm i med en skruetrækker, hvis der ikke er andet for hånden.

Eltons niche-begreb er med Vandermeers betegnelse ”post-interaktivt,” da det forudsætter tilstedeværelsen af andre arter, som der interageres med, men svarer ikke ganske til Hutchinsons (og Vandermeers) begreb om ’realiseret niche,’ eftersom dette stadig mere handler om livsbetingelser end om roller. Derimod er ’niche’ i Eltons tolkning tættere på begreberne ’laug’ (i en bred betydning) og ’funktionel gruppe.’ Skellet mellem præ- og post-interaktivt er dog vanskeligt at fastholde, med mindre man reserverer ’interaktivitet’ til konkurrenceforhold.

Begreber som ’livsform,’ ’laug,’ og ’funktionel gruppe,’ er ligesom ’niche’ og ’habitat’ uhyre nyttige, men langt fra klare og entydige.⁴⁷ Hvor stor lighed skal der være tale om, før man kan tale om konvergens? Hvad vil det sige at bruge ”den samme klasse af ressourcer”? Hvad vil det sige at ”udnytte dem på samme måde”? Hvad vil det sige at ”varetage den samme funktion”? Hvad bør overhovedet medregnes som en funktion? Hvornår er de ”økologiske roller” tilstrækkeligt ensartede? Der er en stribe af muligheder, der kan kombineres på kryds og tværs, og differentieres i forskellig grad. Nedenstående liste er næppe fuldstændig, men skal blot vise bredden af mulige former for funktionel ensartethed eller konvergens:⁴⁸

- Udnyttelse af *ensartede fødeemner*. Disse grupper kan imidlertid igen defineres bredt efter deres plads i fødekæder eller -netværk eller efter niveau i trofiske pyramider med velkendte betegnelser som herbivorer, frugivorer,

⁴⁶ Stephen Jay Gould har givet en stribe eksempler på funktionsændringer og efterladte levn – med den pointe at tilbagevise forestillinger om arternes perfekte tilpasning til et givet miljø. De nævnte eksempler er anvendt i titlerne til bøgerne *The Panda's Thumb*, Harmondsworth: Pelican Books 1984, *Hen's Teeth and Horse's Tooth*, Harmondsworth: Pelican Books 1984, *The Flamingo's Smile*, Harmondsworth: Pelican Books 1986. Jf. også Darwin (1909), pp. 454ff.

⁴⁷ Til de nævnte begreber kunne også føjes ’økotop’ (*ecotope*), som R.H. Whittaker, S.A. Levin og R.B. Root søgte at introducere ved siden af ’niche’ og ’habitat’ i artiklen ”Niche, habitat, and ecotope,” in *The American Naturalist* 107: pp. 321-338 (jf. svaret på kritik: R.H. Whittaker, S.A. Levin og R.B. Root: ”On the Reasons for Distinguishing Niche, Habitat, and Ecotope,” in: *The American Naturalist* 109 (1968), 1975: pp. 479-482). ’Økotop’ defineredes her som en arts ”reaktion på det fulde spektrum af miljøvariable, som den udsættes for.” De fleste har betragtet begrebet som en unødig komplicering, især fordi ordet tidligere har været anvendt til andre formål.

⁴⁸ Jf. også Hawkins & MacMahon (1989), Simberloff & Dayan (1999), Wilson (1999), Duckworth et al. (2000), Kaj Sand-Jensen: *Økologi og biodiversitet*, København: Gad 2003, kap. 15, David Zeigler: *Understanding Biodiversity*, Westport, Connecticut: Praeger 2007.

granivorer, insectivorer, carnivorer, nekrofager og omnivorer, eller snævert som udnyttelse af eksempelvis en bestemt slags frugt eller bestemte grupper af insekter, der lever et bestemt sted.

- *Ensartet udnyttelse* af ressourcer. Også her er der oplagt mulighed for både brede og snævre definitioner. F.eks. kan man sætte alle jagende predatorer i samme laug, eller man kan differentiere efter eksempelvis størrelse, jagested, jagemåde eller jagetidspunkt.
- Varetagelse af *ensartede funktioner* giver tilsvarende mulighed for henholdsvis brede eller snævre definitioner. Med en bred definition kan eksempelvis alle dekompositorer sættes i samme laug, mens snævrere definitioner ville opdele mere specifikt efter eksempelvis fødeemner eller levested.
- Udnyttelse af ressourcer *ensartede steder*. En bred definition kan orientere sig efter brede naturtyper som nåleskov, mark, eng, højmose etc., efter forskellige successionstrin, efter klimatiske betingelser eller efter jordbundstyper: sand, ler, grus etc. Snævrere definitioner kan differentiere i forskellig grad. F.eks. kan levesteder i skove opdeles på grundlag af vertikal lagdeling eller stratifikation.
- *Ensartede livsformer*. Indenfor planteriget kan der eksempelvis opdeles efter de traditionelle livsformer træ, busk, stau, urt, græs, slyngplante etc., der igen kan underopdeles i forskellig grad. Eller man kan tage udgangspunkt i Raunkjær, Warming eller andres opdelinger på basis af bl.a. begrænsende faktorer. Indenfor dyreriget kan der tilsvarende opdeles efter levested: luft, vand og jord, efter egenskaber som bevægelighed, syn, hørelse, lugtesans etc. eller efter alle mulige andre slags karakteristika, som ikke eksklusivt tilhører et enkelt taxon.
- *Ensartede adaptations- og reproduktionsstrategier* med udgangspunkt i Robert MacArthur, E.O. Wilson og andres (uensartede) opdelinger i K- og r-strategier eller i J.P. Grimes opdeling i konkurrerende (C), stress-tolerante (S) og forstyrrelsesorienterede eller ”ruderales” (D) arter.⁴⁹

Begreber som ’laug,’ ’funktionel gruppe’ og ’konvergent gruppe’ bliver således uundgåeligt mangetydige. Der er ikke klare kriterier, som benyttes – eller ville kunne benyttes – af alle, og som vil kunne anvendes til en klassifikation, der gælder for alle artsgrupper, i stil med den klassiske taksonomi. Begreberne bruges uensartet, afhængig af emne og interesse. Brugen af begreberne betegnes derfor også ofte som ”subjektiv.” Ikke nogen særlig heldig etikette, da der ikke er megen subjektivitet over anvendelsen. Forskellighederne handler om

⁴⁹ Robert H. MacArthur: “Some generalized theorems of natural selection,” in: *National Academy of Science Proceedings* **48**, 1962: pp. 1893-1897; Robert H. MacArthur & E.O. Wilson: *The theory of island biogeography*, Princeton University Press 1967; Madhav Gadgil & Otto T. Solbrig: “The Concept of r- and K-selection: Evidence from Wild Flowers and Some Theoretical Considerations,” in: *The American Naturalist* **106** (1972), 1972: pp. 14-31; Gregory D. Parry: “The Meanings of r- and K-selections,” in: *Oecologia* **48**, 1981: pp. 260-264; J.P. Grime: “Vegetation classification by reference to strategy,” in: *Nature* **250**, 1974: pp. 26-31.

uensartede, men lige relevante fokuseringer, der fører til brug af forskellige metoder og strategier. Man kan derfor også vælge enten at bruge begreberne på en overordnet set flertydig vis, for så i stedet at præcisere den specifikke brug, eller omvendt opfinde nye begreber og indsnævre ældre begreber, så begrebsbrugen afpasses til en afgrænset funktion. En del af problemet kan dog under alle omstændigheder løses ved at skelne mellem de forskellige ambitioner, der ligger bag opdelingerne. Overordnet set kan man skelne mellem to tilgange, betegnet som henholdsvis ”induktiv” og ”deduktiv.”⁵⁰

Den ”induktive” ambition er klassifikatorisk. Forskellige organismer opdeles på generelle typer efter en række kriterier som temperaturtolerance, fugtigheds-, jordbunds- og lyskrav, fødeemner, størrelse, adaptive strategier osv. Det findes flere forsøg på at opstille globale klassifikationer af fysiognomiske eller funktionelle grupper i stil med Warming eller Raunkiær. Et nyere indflydelsesrigt eksempel er Elgene O. Box’s opdeling af planteverdenen i funktionelle typer med henblik på at udvikle dynamiske globale vegetationsmodeller, der kan anvendes ved analyse af klimaforandringer.⁵¹ Box anvender en række kriterier, som vi allerede har stiftet bekendtskab med (vækstform, størrelse, ressourcetilegnelse, kulde-, varme- og tørketolerance, reproduktions- og spredningsmønstre, kvælstoffiksering etc.). Han opererer med 15 dominante plantetyper og med 117 globale hovedtyper med udgangspunkt i funktionelle og fysiognomiske træk. Hovedtyperne kan differentieres yderligere, så den samlede mængde ender på flere tusind.

Overordnet set ligger ambitionen hos moderne plantefysiognomikere ikke langt fra dem, man kan finde i Warming og Raunkjær’s generation, og mange grupper, en del med folketaksonomiske rødder, går da også igen. Udenfor botanikkens område optræder mig bekendt ikke tilsvarende forsøg på globale fysiognomiske systemer, selvom der findes en række brikker dertil, primært på grundlag af størrelse og fødeemner. Derimod findes der massevis af mere begrænsede lokale eller sammenlignende analyser af nicher, laug og konkurrenceforhold.

Den ”deduktive” ambition er at fordele planter på forud definerede økosystemiske funktioner. Interessen for feltet skyldes den menneskelige aktivitets voksende påvirkning af de økologiske systemer, efter alt at dømme med et betydeligt tab af arter til følge. Fremgangsmåden er først at identificere funktioner, som er centrale for de økologiske tjenesteydelser, som også mennesker nyder godt af. I anden runde fordeles plantegrupperne på funktionerne. Et centralt tema er spørgsmålet om overskud eller overflødighed (*redundancy*), dvs. i hvor

⁵⁰ Duckworth et al. (2000).

⁵¹ Elgene O. Box: ”Plant functional types and climate at the global scale,” in: *Journal of Vegetation Science* 7, 1996: 309-320. Der er flere andre nyere eksempler på sådanne forsøg, og flere anvender en tillempet udgave af Raunkiær’s opdeling – dvs. en opdeling på grundlag af begrænsende faktorer – som basis, jf. Semenova & van der Maarel (2000).

høj grad tab af arter kan kompenseres af andre arter indenfor samme funktionelle gruppe. Det skal jeg vende tilbage til senere (kapitel 8 og 10).

Habitatklassifikation, plantesociologi og syntaksonomi

Den anden af de tilgange, Humboldt annoncerede, var den plantegeografiske klassifikation, dvs. en opdeling af områder efter plantedækkets fysiognomi, der afhænger af temperatur, fugtighed, højdeforhold, jordbund etc. Kernepunktet er det samme som hos Theofrast, nemlig at der er en intern sammenhæng i vegetationer, som gør det muligt at klassificere dem. Humboldt anvendte ud over ”naturmaleri” begrebet ”association” til at betegne de forskellige slags plantegrupperinger, der er sammenhængende i kraft af det fælles levested og de særtræk, som følger heraf.⁵²

Udspillet fra Humboldt blev videreført på to måder.⁵³ Den ene er den *floristiske* plantegeografi, som typisk tager udgangspunkt i de traditionelle taksonomiske grupper, der fordeles på områder, således at Jordens overflade opdeles i flora-områder eller -riger på grundlag af klimatiske, topografiske, edafiske og historiske forskelligheder. Den anden form for plantegeografi, som Warming betegnede som den *økologiske*, mens andre foretrækker betegnelsen *plantесociologisk*, har et andet formål. Den fordeler arter på livsformsgrupper med henblik på at karakterisere og klassificere plantesamfund efter konvergente fysiognomiske træk. Det er ikke let at skelne skarpt mellem de to traditioner, da en række temaer optræder begge steder.

Floristisk tilgang: Schouw

Den floristiske tradition har Joakim Frederik Schouw som en tidlig central skikkelse. Schouw definerer plantegeografien som ”Læren om Planternes Forhold til Jordklodens Overflade,”⁵⁴ dvs. deres fordeling på kloden set i forhold til de fysiske forudsætninger, og placerer den mellem to andre discipliner. Til den ene side plantehistorien, som beskæftiger sig med planternes historiske udbredelse. Til den anden side plantefysiologien, der undersøger planters relation til de fysiske omgivelser. Begge er nyttige, men har andre formål.

For Schouw var plantegeografiens hovedformål at fordele artsgrupper efter klima og højdeforhold, at inddele Jordens overflade i såkaldte flora-riger og -provinser efter tilstedeværende planter, under hensyntagen til de geologiske, topografiske og klimatiske forhold, der forklarer det geografiske fordelingsmønster. Han var den første, der viste planters geografiske udbredelse på kort.

⁵² Humboldt (1807/1989)

⁵³ Jf. også Eug. Warming: *Plantesamfund. Grundtræk af den økologiske Plantegeografi*, København: P.G. Philipsens Forlag 1895, pp. 1ff; Raunkjær (1908), pp. 42f.

⁵⁴ Schouw (1822) p. 1 og 5.

Han var mindre interesseret i organismernes samspil det enkelte sted, og brugte ikke begreber i stil med Humboldts 'association.' I stedet brugte han i tilknytning til Linné 'habitat' om levestedstyper og 'statio' om geografiske steder.⁵⁵

Sammenligninger mellem riger og provinser kan tage udgangspunkt enten i de *karakteristiske* og *særegne* plantegrupper, dvs. grupper som er sjældne eller helt fraværende andre steder, eller i de *dominerende* og herskende grupper, der også findes andetsteds. Schouw valgte at definere de plantegeografiske riger ved hjælp af de særegne eller karakteristiske planter. En fuldstændig beskrivelse af det enkelte rige måtte dog tillige angive dets grænser, de fysiske (primært klimatiske) forhold samt en fuldstændig og kvantificeret liste over både karakteristiske og herskende plantefamilier.⁵⁶

Schouw fik opdelt klodens vegetation i 22 flora-riger, og de grundigst undersøgte opdeltes yderligere i provinser. Han navngav – mig bekendt som den første – rigerne og provinserne efter karakteristiske plantefamilier, men tilføjede samtidig traditionelle geografiske benævnelser. Saxifragerne og mossernes rige kunne eksempelvis samtidig betegnes som den alpinsk-arktiske flora. Var der ikke tilstrækkeligt grundlag for at identificere karakteristiske plantegrupper, måtte man nøjes med de geografiske betegnelser.

Plantesociologisk tilgang: Warming

Den anden tilgang, der udvikles i slutningen af 1800-tallet, er den plantesociologiske eller synøkologiske tilgang. August Grisebach er en central skikkelse, men befinder sig midtvejs mellem det floristiske og det plantesociologiske. Grisebach anvendte typisk nok også både den neutrale betegnelse 'vegetation' og den mere integrerende betegnelse 'formation' i en betydning, som er tæt på Humboldts 'association.' Også Eugen Warming brugte betegnelsen 'vegetation,' men foretrak 'plantesamfund' for at signalere den interne sammenhæng, der også ledte til betegnelserne 'plantesociologisk' eller 'synøkologisk.' Senere, i den engelske udgave af bogen om plantesamfund (*Oecology of Plants*, fra 1909, udarbejdet i samarbejde med Martin Vahl), bruges betegnelserne 'association' og 'formation.' Den første sammenlignes med arten, den sidste med slægten i det linnéske system.

Denne anvendelse blev overtaget af den kommission for plantegeografisk nomenklatur, der barslede med en rapport fra 3. Internationale Botanikerkongres i Bruxelles i 1910.⁵⁷ 'Formation' blev her defineret som "et faktisk udtryk

⁵⁵ Schouw (1822), pp. 447ff.

⁵⁶ Schouw (1822), pp. 356ff og 447f. Han brugte tre grundregler: 1) halvdelen af de karakteristiske arter må være særegne for riget, 2) en fjerdedel af slægterne må være særegne, 3) enkelte plantefamilier må enten være særegne for riget eller have maksima der.

⁵⁷ Ch. Flahault & C. Schröter: *Phytogeographical Nomenclature. Reports and Propositions*, Zürich: Zürcher & Furrer 1910. Warming undgik længe Grisebachs betegnelse 'formation,' fordi den blev brugt på flere måder. I kommissionen sad, ud over Flahault og Schröter, folk som Dru-

for bestemte livsbetingelser (klimatiske og edafiske betingelser, indbyrdes relationer mellem organismer), uafhængigt af den floristiske sammensætning,” mens ’association’ defineres som ”en gruppering, underordnet en formation, og med en bestemt floristisk sammensætning.” En ’station’ defineres som et afgrænset område (af hvilken som helst størrelse), der ”repræsenterer et bestemt samlet ensemble af livsbetingelser, udtrykt gennem en ensartet vegetation.”⁵⁸

Kommissionen anbefalede samtidig, at formationer, associationer og stationer navngives med udgangspunkt i folkelig nomenklatur, og at lokale navne fastholdes på trods af ligheder mellem vegetationer i forskellige dele af verden (f.eks. steppe, savanne, prærie, pampas, puszta etc.), frem for, som foreslået af Frederick Clements, at anvende nye universelle antikiserende termer. Kommissionen anbefalede ligeledes, igen i opposition til Clements’ forslag, at nomenklaturen alene relateres til eksisterende vegetationer, og ikke differentieres på grundlag af hypotetiske antagelser om successionsforløb mod klimakstilstande.

Warmings bog om plantesamfund fra 1895 bliver ofte betegnet som verdens første grundbog i økologi. Den blev da også, i tysk eller engelsk oversættelse, brugt som lærebog af senere frontfigurer indenfor den økologiske forskning som H.C. Cowles og Arthur Tansley.⁵⁹ Den økologiske plantegeografis opgave er ifølge Warming at gøre rede for de ”naturlige Former for Samfund,” herunder den enkelte forms særlige ”Husholdning” eller ”Økonomi” med tilhørende typiske livsformer. Plantesamfund med forskelligt floristisk indhold (f.eks. enge i henholdsvis Europa og Nordamerika eller tropiske skove i henholdsvis Afrika og Indien) kan sammenfattes i samme klasse, når de besidder konvergente ”Total-Fysiognomier.” Hermed menes en relativt ensartet opbygning og struktur og et relativt ensartet indhold af økologiske livsformer (eller funktionelle grupper), uanset livsformernes specifikke genealogi.⁶⁰ Der vil være glidende overgange og blandinger mellem de forskellige plantesamfund, både fordi forhold som klima, jordbund etc. hverken er fuldstændig faste eller skarpt

de, Engler og Warming selv. Anbefalingerne blev til efter en proces med indspil fra bl.a. Clements, Tansley, Moss, Diels og Jaccard. Flere indlæg er optrykt i rapporten.

⁵⁸ Flahault & Schröter (1910), pp. 5ff. Under associationsniveau bruges betegnelserne *facies*, *sub-association*, *patches*, *communities* og *societies*. En gennemgang af betegnelser for vegetationsenheder på Warmings tid findes i Ch. Flahault: ”A Project for Phytogeographic Nomenclature,” in: *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **28** (7), 1901: pp. 391-409, og i C.E. Moss: ”The Fundamental Units of Vegetation: Historical Development of the Concepts of the Plant Association and the Plant Formation,” in: *New Phytologist* **9** (1/2), 1910: pp. 18-53.

⁵⁹ A.G. Tansley skriver i et tilbageblik på den britiske økologis udvikling, at Warmings bog overhovedet fastlagde betydningen af ’økologisk’ forskning. Jf. hertil A.G. Tansley: ”The Early History of Modern Plant Ecology in Britain,” in: *The Journal of Ecology* **35** (1/2), 1947: 130-137; Moss (1910), op.cit; Donald Worster: *Nature’s Economy. A History of Ecological Ideas*, Cambridge University Press 1996, pp. 198ff; lidt mere forbeholden er du Reitz (1921), pp. 64ff og 81ff. Meget er allerede på plads et par år før i værket om plantesamfundene omkring Lagoa Santa (Eug. Warming: *Lagoa Santa. Et Bidrag til den biologiske Plantegeografi*, København: Bianco Lunos Kgl. Hof-Bogtrykkeri 1892), jf. også kapitel 12.

⁶⁰ Warming (1895), pp. 7 og 91.

afgrænsede, og fordi styrkeforholdene mellem arterne til stadighed veksler, bl.a. på grund af en permanent migration af arter. Begge dele giver vanskeligheder, når man vil forsøge at karakterisere og systematisere samfundene.

Warming foreslår en hierarkisk opdeling med 'plantесamfund' (senere: association) som basiskategori. Plantесamfund er vegetationer med uensartede "total-fysiognomier," og optræder i en række former, der kan karakteriseres alment trods uens floristisk indhold. "Samlag" (alternativt: laug, bestand og formation) kan betragtes som en underordnet kategori, der refererer til særlige bevoksninger, der gror indenfor men adskiller sig fra det omgivende plantесamfund. På overordnet niveau kan plantесamfundene samles i "samfundsklasser," hvor man i endnu mindre grad behøver at bekymre sig om floristisk indhold.⁶¹

Warmings opdeling af plantесamfundene foretages ud fra flere synsvinkler. Den første tilgang er den *fysiognomiske*, hvor opdelingen sker på grundlag af de synlige forskelle, som danner grundlag for folkelige opdelinger i skov, eng, mose, hede, steppe osv. Warming opregner 7 forhold af primær betydning for plantесamfunds fysiognomi. For det første de *dominerende livsformer*, betegnet med folkelig terminologi: træer, buske, urter, mosser etc. For det andet *tætheden* af organismer. For det tredje plantevækstens *højde*. For det fjerde den fremherskende *farve*. For det femte planternes forhold til de enkelte *årstider*. For det sjette organismernes *levealder*. For det syvende *antallet af arter* og indbyrdes mængdeforhold. Med udgangspunkt i disse syv forhold kan alle slags plantесamfund identificeres.

Vegetationernes fysiognomier kan dog ikke alene danne grundlag for en detaljeret klassifikation. Der må tillige tages udgangspunkt i de faktorer, der afgør, hvilke plantесamfund, der kan findes på de enkelte steder. Warming anvender derfor på øverste trin en *habitat*-tilgang.⁶² Det er de fysiske eller umiddelbart virkende faktorer, der anvendes, med vandet i hovedrollen. Han skelner således på det mest overordnede plan mellem fire hovedtyper af plantесamfund: *Hydrofyт*-vegetationer vokser i vand eller i meget vandrig jord. *Xerofyt*-vegetationer vokser på stenbund eller i anden form for vandfattig jord. *Halofyt*-vegetationer vokser på vandfattig saltpræget bund. *Mesofyt*-vegetationer er ikke er udsat for de øvrige tre formers ekstremer.

⁶¹ Warming (1895), pp. 8f. Warming definerer "Samfundsklasse" som "en Samfundsform, der er i Harmoni med bestemte ydre Livsbetingelser optræder med et bestemt Indhold af Livsformer, en i det Hele og Store bestemt Økonomi, derfor også et vist bestemt Totalfysiognomi, men hvis floristiske Indhold kan være meget forskjelligt" (p. 94). Det er dette begreb om samfundsklasse, der ligger tættest på nomenklatur-kommissionens 'formation,' mens 'plantесamfund' er tættere på 'association.'

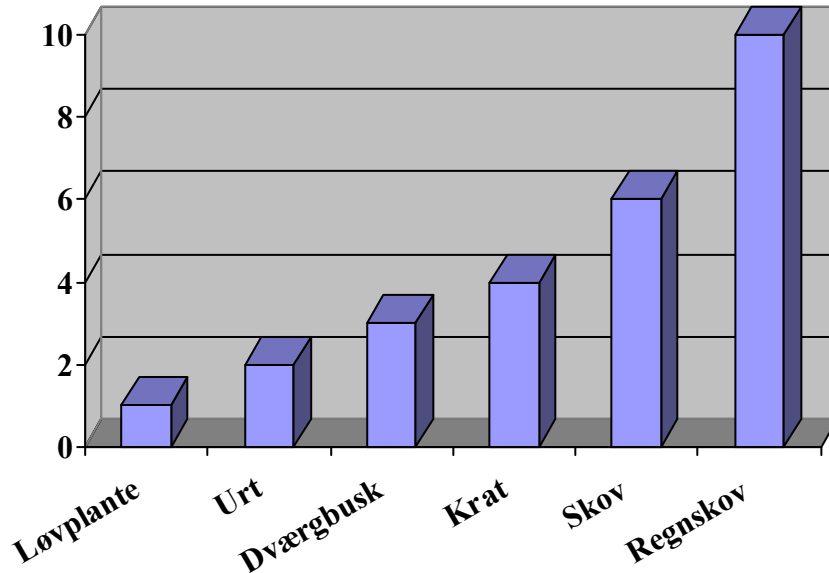
⁶² Warming (1895), pp. 9f. Warming skelner i forlængelse af Schouw mellem *umiddelbart* virkende faktorer som geologi og topografi, vind- og lysforhold, varme og fugtighed samt atmosfærens og jordbundens fysik og kemi, og *middelbart* virkende faktorer: forskellige organismers (herunder menneskenes) virksomhed.

På andet trin anvender Warming så den *fysiognomiske* tilgang og skelner mellem fem samfundsklasser, der defineres ved antallet af lag i vegetationen og af de mest markante livsformers højde:

- *Løvplante*-samfundene består hovedsagelig af alger, mosser eller laver, og rummer derfor også typisk kun én etage.
- *Urte*-samfundene omfatter enge, prærier og stepper; disse samfund er dominerede af urter, herunder græsser og stauder af forskellig højde og rummer typisk yderligere et nedre lag af mosser el.lign.
- *Dværgbusk*- eller *halvbusk*-samfundene er under de lave buske domineret af urter og har igen et nedre lag af mosser og laver.
- *Krat*- eller *busk*-samfundene rummer flere lag på grund af højere flerstammede vedplanter, der igen giver en vis grobund for epifytter og lianplanter. Disse samfund optræder typisk under vanskelige klimatiske eller jordbundsmæssige forhold.
- *Skov*-samfundene rummer flere lag end de øvrige: højskov i et eller flere lag, underskov eller buskbevoksning i flere lag, og skovbundsbevoksning i flere lag. Antallet af lag og antallet af arter veksler betydeligt, bl.a. afhængigt af, hvor lysåben højskoven på et givet tidspunkt er.

På tredje trin i klassifikationen differentieres der indenfor de fem samfundsklasser. Differentieringen er lagdelt, så der optræder i hvert fald 2-3 niveauer, der kan differentieres yderligere mange steder. På disse niveauer er opdelingen delvist fysiognomisk, men bliver i stigende grad *floristisk*. Når det overhovedet er muligt at lave en klassifikation, der er mere differentieret end opdelingen i samfundsklasser, skyldes det især tilstedeværelsen af markante hovedtyper, som Warming efter Linné (med en snert af Plinius) betegner som ”Fyrsterne,” der dominerer de enkelte samfund, mens andre arter lever i deres skygge eller på anden vis er afhængige af dem.⁶³ Selv om fyrster med tiden væltes, er dominansperioden typisk tilstrækkelig lang til, at de med en menneskelig tidshorisont kan danne basis for klassifikation.

⁶³ Warming (1895), p. 93.



Figur 5.2. Warnings model for plantesamfundenes lagdeling eller overordnede fysiognomi. Jeg har tilføjet regnskoven som en sjette type af plantesamfund, da Warming behandler den separat. Den generelle udvikling sker fra venstre mod højre, men kan standses af begrænsende faktorer som vandmangel, kulde, jordbund, menneskelig påvirkning mm. I disse tilfælde er mindre lagdelte samfund slutningsled, så længe der ikke er fundet veje til at overvinde begrænsende faktorer.

Skove kan således opdeles i stedsegrønne nåleskove (der så yderligere kan opdeles i fyrre- og granskove), løvfældende nåleskove, løvfældende bredbladede skove (domineret af henholdsvis eg, bøg, birk, oliven, eukalyptus etc.), stedsegrønne subtropiske og tropiske løvskove samt bladløse skove. Mange af disse blander sig i forskellig grad, og danner særegne blandingsformer. Nederst i hierarkiet findes de mange "samlag," særlige bevoksninger der skiller sig ud fra den dominerende type i et område.

Warnings opdeling i plantesamfund er ikke blot en neutral registrering af efharmonisk konvergente grupperinger. Opdelingen i de fem samfundstyper eller fysiognomier i klassifikationens anden fase afspejler nemlig ifølge Warming "Naturens egen fremskridende Udviklingsgang fra lavere til højere," hvor skovene må forventes at danne "Udviklingens Slutningsled" overalt, hvor betingelserne ikke er alt for ugunstige.⁶⁴ De forskellige vegetationstyper er således nok betegnelser for forskellige former for plantedække, som findes spredt ud over jordkloden, men de udgør samtidig trin på en stige fra det, helt bogsta-

⁶⁴ Warming (1895), pp. 100f og 318f. Idéen om at vegetationsudviklingen har særlige "slutningsled" – med den senere betegnelse: 'klimaks'-tilstande – er først formuleret af svenskeren R. Hult i 1885 i forbindelse med en beskrivelse af Blekinges vegetations udviklingshistorie.

veligt talt, lavere mod det højere. Der er ikke blot harmoni mellem plantevækst og livsbetingelser, men tillige en forandring, der overordnet set går i retning mod stadigt mere lagdelte skove.

At der er tale om en løbende forskydning mod en stadigt større lagdeling af vegetationen ses tydeligt i områder, der fremstår med ny jord.⁶⁵ Områderne erobres først af alger, mosser og laver, der skaber livsbetingelser for hurtigt spredende urter, der skaber muligheder for stadigt højere og mere stabile arter. Man er vidne til kampe mellem etablerede og indvandrende arter eller mellem de samfundstyper, de hver især repræsenterer. Kampe, der først efter årtier eller århundreder når en foreløbig form for afslutning. Selv denne afslutning vil altid kun være relativ. Venter man længe nok, vil skoven have erobret området, hvis ikke helt særlige faktorer forhindrer det. Hovedkampen står mellem skoven og klimaet eller jordbunden. De øvrige plantesamfund er kun mellemstadier, ”naturens mislykkede Forsøg paa at danne Skove.”⁶⁶

Skovene må ikke kun tilkendes den højeste status blandt plantesamfundene, fordi de udgør det naturlige slutningsled. De er samtidig mere komplekse end alle andre plantesamfund i kraft af den større lagdeling, der giver plads til flere livsformer. Komplexiteten er både en styrke i konkurrencen med andre samfund og af selvstændig værdi. Samtidig er skovene mere uafhængige af de fysiske betingelser. De griber stærkere ind overfor omgivelserne, og skaber selv gunstigere betingelser for plantelivet. Skove går i direkte kamp med klima og jordbund, sikrer læ og fugtighed, akkumulerer tilgængelige næringsstoffer i plantedækket og tilbyder bestandigt nye pladser for organismer. Jo ældre de er, desto mere autonome, komplekse og mangfoldige vil de være – som det ses i tropiske regnskove med ”saa mange Etager af Planter, at det Hele næsten er ét sammenhængende Virvar.”⁶⁷

De indirekte virkende faktorer, organismers indbyrdes samspil, kan give store vanskeligheder for den tilstræbte ”efharmoniske” opdeling, specielt på de differentierede, floristisk karakteriserede niveauer. Konkurrencen kan udelukke arter, som ellers ville finde omstændighederne gunstige. De først tilkomne ”lykelige Indehavere” af en standplads gør, hvad de kan for at hævde besiddelsen overfor potentielt indtrængende arter.⁶⁸ Andre arter, der fint kunne klare sig, er endnu ikke nået frem, fordi spredning er en langsommelig proces.⁶⁹ Omvendt kan arter også berede vejen for andre, som ikke af sig selv kan finde rodfæste. Samtidig vil symbiotiske former for samliv fra parasitisme til mutualisme have

⁶⁵ Warming (1895), pp. 301 ff.

⁶⁶ Warming (1895), p. 238 og 318.

⁶⁷ Warming (1895), p. 290. Jf. også Eugenius Warming: ”On the Vegetation of Tropical America,” *Botanical Gazette* 27 (1), 1899: pp. 1-18.

⁶⁸ Warming (1895), pp. 320f.

⁶⁹ Warming (1895), p. 309.

betydelig indvirkning på sammensætningen.⁷⁰ Planternes indbyrdes samspil og forholdet mellem planter og øvrige levende væsner er så indviklede og vanskelige at gennemskue, at ingen kan se til bunds i det. I sidste instans kræves en kortlægning af naturens samlede udvikling ”siden Verdens Skabelse.”⁷¹

Også dyrelivet har stor indflydelse på plantesamfundenes fysiognomi. Hvor stor den er, er fortsat et kontroversielt spørgsmål, som vi senere skal se. Warming er botaniker og har primært øje for planterne som dem, der sammen med klima og jordbund afgør et områdes fysiognomi. Derfor nævner han også primært små dyrs konstruktive indvirkning på plantesamfundenes succession: bestøvning, mutualistisk samliv med bl.a. myrer, udvikling af forsvarsmekanismer mod parasitter og andre fjender, regnormenes, midernes og bakteriernes centrale betydning for jordbearbejdning og næringsoptag. Større dyr optræder næsten udelukkende i form af husdyr, der afgræsser udprægede ”kultursamfund” som enge og græsmarker.⁷²

Der er dog et enkelt af de større dyr, hvis indflydelse udtrykkeligt nævnes. Vanskeligst at håndtere er menneskenes påvirkning. Plantevæksten er i den grad blevet menneskets værk, at der stort set ikke er områder tilbage på jordkuglen, hvor plantedækket ikke afgørende direkte eller indirekte er påvirket af menneskelig virksomhed. Gamle samfund forsvinder, mens nye og hidtil ukendte samfundsformer dukker op. Blandt disse er også engene og græsmarkerne, som Warming lidt modvilligt anerkender som selvstændige plantesamfund. Han understreger, at der er tale om ”Kunstprodukter,” der uden menneskets påvirkning relativt hurtigt ville blive erstattet af skov. Hvad han er mere tilbøjelig til at overse er, at den skov, han beskriver, i ligeså høj grad kan betragtes som et kunstprodukt, der er stærkt præget af menneskelig indgriben, herunder de skovforordninger, der knap et århundrede før Warming sikrede fjernelsen af de sidste store dyr fra skovene (de største som skovelefant, skovnæsehorn, elg, bison og urokse var da for længst forsvundet) og dermed skabte sammenhængende lukkede skovområder.⁷³

Klassifikation af klimakssamfund?

Warmings tilgang rummer nogle spændinger, som udspringer af modsætningen mellem forestillingen om stabile ”efharmoniske” vegetationer og bevidstheden om en bestandigt virkende dynamik. Den første spænding finder vi mellem på den ene side ønsket om at basere klassifikationen på klima, jordbund og vegeta-

⁷⁰ Warming (1895), pp. 83ff.

⁷¹ Warming (1895), pp. 101f.

⁷² Warming (1895), pp. 272ff.

⁷³ Jf. bl.a. Bo Fritzboeger: *Kulturskoven. Dansk skovbrug fra oldtid til nutid*, København: Gyldendal 1994; Kim Aaris-Sørensen: *Danmarks forhistoriske dyreverden*, København: Gyldendal 1998; Karsten Thomsen: *Alle tiders urskov*, Århus: Nepenthes 1996; F.W.M. Vera: *Grazing Ecology and Forest History*, Wallingford/New York: CABI Publishing 2000.

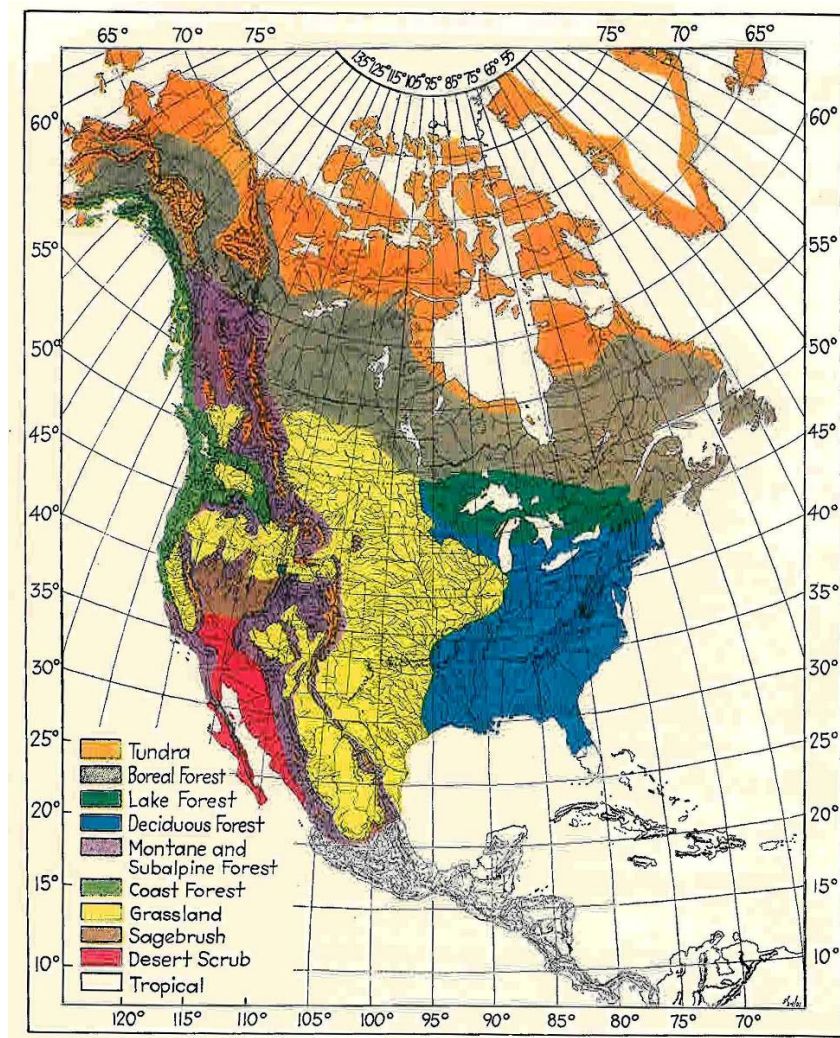
tion, samtidig med at det pointeres, at dyrelivet spiller en central rolle. Det gælder ikke mindst dyret menneske, som Warming gentagne gange gør opmærksom på som en central faktor for stort set hele klodens vegetation. Han vælger at gøre menneskene til unaturlige faktorer for at få efharmonien til at gå op.

For det andet forbliver det uafklaret, hvornår en vegetation kan betragtes som slutningsled, og om eksisterende plantesamfund skal registreres i en klassifikation som henholdsvis slutningsled og midlertidige former. Warming giver ikke noget klart svar. Hans tilgang kan dog bedst forstås sådan, at kun de overordnede fysiognomiske typer kan betegnes som teoretiske slutningsled under bestemte klimatiske forhold. Den specifikke floristiske sammensætning vil være så afhængig af tilfældige historiske forhold, at en bestemt kombination af planter aldrig vil kunne bestemmes som endegyldigt slutningsled på et bestemt sted. Der vil altid være planter undervejs, som endnu ikke er nået frem. Foranderligheden forhindrer dog ikke, at de enkelte plantesamfund kan klassificeres ved hjælp af fysiognomi, dominerende planter eller habitatmæssige forhold.

I en vis forstand kan skoven generelt ses som det ultimative slutningsled. Warming antager, at det, bortset fra de allermest ekstreme områder, alene er et spørgsmål om tid, før skoven får etableret sig. Ventetiden kan dog blive meget lang, hvis der ikke blot kræves indvandring af arter, men tillige en evolutionær udvikling af arter, der kan klare sig under vanskelige vilkår. De øvrige vegetationsformer må dog under disse omstændigheder tolkes som forbigående stadier – eller som midlertidige slutningsled, der har en tilstrækkelig varighed til, at de er værd at registrere. Dette må i sidste instans også gælde de skove, der rummer nogle få dominerende fyrster. Jo ældre skovene er, og jo mere de har udviklet en relativ uafhængighed af klima og jordbund, desto flere forskellige træer synes de også at kunne rumme, sådan som det kan ses i de tropiske regnskove. Når skove på vore breddegrader er mindre komplekse, så skyldes det ifølge Warming dels, at de ikke har samme alder, dels at kun et begrænset antal arter hidtil har fundet løsninger på de klimatiske begrænsninger, som gør sig gældende. Med de dominerende fyrsters afgivelse af magt og den stigende grad af ”virvar” forsvinder samtidig et centralt floristisk klassifikationsredskab.

Disse problemer er langt fra ødelæggende for Warmings tilgang, der er pragmatisk og opmærksom på den korte tidshorisont, som mennesker må operere med. Warming er da også særdeles bevidst om dynamikkens rolle, og låser sig aldrig fast på, at de enkelte samfundsformer skal være færdige og afrundede former. Tværtimod understreger han, at organismer aldrig ”vandrer i flok,” og at det derfor ikke er muligt at angive større ”selskaber” af arter, som altid optræder samlet.⁷⁴ Den floristisk baserede differentiering af de fysiognomiske grundformer kan ikke betragtes som en endegyldig opdeling, men er en pragmatisk måde at håndtere forskelligheden.

⁷⁴ Warming (1904), pp. 60ff.



Kort over de nordamerikanske klimakssamfund. Frontispice til Weaver og Clements' Plant Ecology fra 1938. Der opereres med meget store arealenheder, biogeografiske regioner eller tilsvarende, som internt kan være stærkt differentierede.

Mere problematiske er det for Frederick Clements, der i begyndelsen af 1900-tallet introducerede idéen om klimaks-fællesskaber, -associationer eller -formationer som netop afrundede vegetationsformer, der kan sammenlignes med eller ligefrem må betragtes *som* organismer. Clements pointe er den, at plantesamfund udvikler sig successivt i en række stadier – der tilsammen udgør et progressivt forløb, en såkaldt 'serie' (*sere*) – indtil de når en tilstand af modenhed, klimakset. En tilstand der er både stabil og i ligevægt, og som antages at fortsætte uden afbrydelse, så længe de klimatiske betingelser ikke forandrer

sig afgørende.⁷⁵ Et klimaks er således ”den højeste form for vegetation, der er mulig i et bestemt klima.”⁷⁶ Dette klimaks kan ifølge Clements for de enkelte områders vedkommende defineres ret præcist, ikke blot med hensyn til dominerende fysiognomisk definerede livsformer (der er de samme som hos Warming), men langt hen også floristisk, således at afvigelser vil kunne klassificeres som sådanne.⁷⁷

En klassifikation af plantesamfund med dette udgangspunkt fordrer angivelse af, om der er tale om ”ægte” klimaks eller om successionstrin i en bestemt serie, der kan forventes at føre frem til et klimaks, eller om der er tale om et midlertidigt stop eller en afvigelse, måske i form af et foreløbigt halvklimaks, der er forårsaget af ”eksterne” forhold som stormfald, oversvømmelser eller brande kombineret med eksempelvis afgræsning. Blandt de eksterne forhold regnes også påvirkning af større dyr, ikke mindst mennesker, som vil være den vigtigste kilde til afvigelser.

Clements opererer følgelig med en række forskellige såkaldt potentielle klimakser eller under-, halv- eller pseudoklimakser – ser-, pro-, sub-, dis-, pre-, og postklimakser – som betegnelser for relativt stabile tilstande, der dog ikke udgør ægte klimakser. Clements bruger herudover også en række yderligere betegnelser som ’seruler’ til at betegne underordnede ”miniature-successioner,” ’panklimakser’ til at betegne en gruppe af beslægtede klimakssamfund og ’eoklimakser’ til at betegne tidligere historisk klimakser, som er oprindelse til aktuelle klimaksformer.⁷⁸

Clements’ klimaks-teori har været uhyre indflydelsesrig, selvom flere af dens grundantagelser blev udsat for kritik allerede kort tid efter, at den var blevet fremlagt. En af de tidligste kritikere, der længe følte sig ret alene med sin kritik, er den amerikanske økolog Henry Allan Gleason, der som alternativ til idéen om associationen som en organisme med et bestemt livsforløb formulerede det såkaldt ”individualistiske” begreb om plantesamfund. Ifølge Gleasons

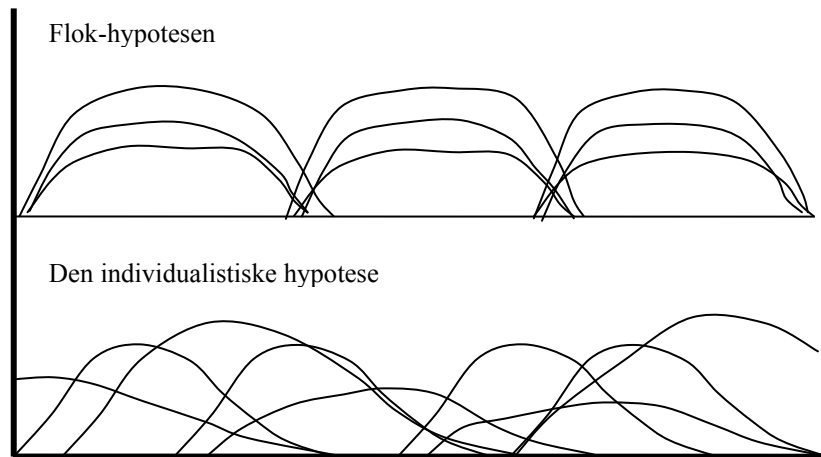
⁷⁵ Frederick Clements: *The Development and Structure of Vegetation*, Lincoln, Nebraska 1904; *Plant Succession. An Analysis of the Development of Vegetation*, Publ. No. 242, Washington, D.C.: Carnegie Inst. 1916; John Weaver & Frederic E. Clements: *Plant Ecology*, New York & London: McGraw-Hill 1938 (2. udgave, 1. udgave er fra 1929).

⁷⁶ Clements & Weaver (1938), p. 478.

⁷⁷ Clements bruger betegnelserne association (eller *community*) og formation om de enheder, der udvikler sig mod klimaks. De er alle væsentligt større end Warmings plantesamfund. Det nordamerikanske kontinent omfatter således 12 klimaksformationer, der kan opdeles i 29 associationer (Clements & Weaver 1938, pp. 481). Samfund (*society* eller *sociation*) bruges af Clements om mindre enheder, dog langt fra så små som Warmings ’samlag.’ Her bruger Clements begreber som ’consociation,’ ’faciation,’ ’lociation’ og ’klan’ (ved klimaks-tilstande). ’Formation’ er synonym med både ’klimaks,’ ’biom,’ og ’biotisk fællesskab,’ og betragtes som en udvokset organisme. Victor E. Shelford har forsøgt at sætte skala på de forskellige begreber i ”Basic principles on the classification of communities and habitats and the use of terms,” in: *Ecology* 13, 1932: pp. 105-120.

⁷⁸ Frederick Clements: ”Nature and Structure of the Climax,” in: *The Journal of Ecology* 24 (1), 1936: pp. 252-284. Clements & Weaver (1938), kap. III og IV.

teori er enhver association forbigående og fluktuerende, der altid vil være særegen på det enkelte sted og ofte betydeligt internt varieret.⁷⁹ Planterne vandrer ikke i flok, med Warmings udtryk, men hver for sig, og reagerer forskelligartet på skiftende klimatiske og edafiske betingelser. Der kan derfor aldrig blive tale om at betragte plantesamfund som organismer med faste organer.



Figur 5.3. *Flok-hypotesen antager, at populationer er knyttet til samme del af en miljømæssig gradient (f.eks. fugtighed), og at associationer derfor er skarpt afgrænsede overfor hinanden. Den individualistiske hypotese antager, at populationerne er gensidigt uafhængige og uens fordelt på miljømæssige gradienter, og at associationer derfor glider over i hinanden (tilpasset efter Whittaker 1970, p. 36)*

Den enkelte associations oprindelse, udvikling, struktur og forsvinden afhænger ikke blot af relativt stabile klimatiske betingelser, men tillige af tre mere foranderlige forhold: eksterne miljøforhold af skiftende art (dags- og sæsonvariationer, klimatiske fluktuationer og langsomme kumulative forandringer), den mere eller mindre tilfældige tilstedeværelse af tilgængelige organismer i de omgivende vegetationer, samt interne miljøforandringer som følge af vegetationens egne uens og kumulative miljøpåvirkninger. På grund af faktorerne foranderlighed i tid som rum, vil hver enkelt association både være særegen og internt varieret. Hver eneste plet er i en permanent tilstand af forandring af skiftende hastighed.

Gleason vil lige så lidt som Warming konkludere, at en klassifikation af plantesamfund eller associationer er udelukket på grund af fluktuationen – en

⁷⁹ Henry Allan Gleason: "The Structure and Development of the Plant Association," in: *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **44** (10), 1917: pp. 463-481; samme: "The Individualistic Concept of the Plant Association," in: *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **53** (1), 1926: pp. 7-26; samme: "The Individualistic Concept of the Plant Association," in: *American Midland Naturalist* **21** (1), 1939: pp. 92-110. Jf. også Robert P. McIntosh: "H.A. Gleason – 'Individualistic Ecologist' 1882-1975: His Contribution to Ecological Theory," in: *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **102** (5), 1975: pp. 253-273.

række overordnede forskelle mellem vegetationer er ofte ligeså synlige for menigmand som for biologen. Hvad han vender sig mod er alene forestillingen om faste forløb med fastlagte klimaks – og det hertil hørende krav om at indrette klassifikationen herpå.

Også den britiske økolog Arthur G. Tansley reagerede i 1930'erne på Clements tolkning af "ægte" successionsforløb, der kulminerer i "ægte" klimakser.⁸⁰ Det var specielt tre artikler af en af Clements' tilhængere, sydafrikaneren John Philips, som blev skydeskive for Tansleys kritik.⁸¹ Ikke mindst reagerede han på forestillingen om vegetationen som en organisme, der udvikler sig i bestemte trin, hvis den ikke handicappes af eksterne faktorer. Analogien er uheldig, fordi den skaber et falsk indtryk af et fastlagt udviklingsforløb, der kun tillader småvariationer, mens større variationer tilskrives eksterne påvirkninger. Enhver succession vil imidlertid være særegen, fordi betingelserne er uens fra sted til sted. Intet sæt af betingelser kan siges at være det mest ægte. Ethvert klimaks vil samtidig bestå af en mosaik af vegetationer, da intet er evigt, og forskellige dele af et område vil blive påvirket forskelligt.

Hvis man accepterer skiftende mosaik-strukturer som en form for klimaks, hvad Clements selv syntes at gøre,⁸² bliver det hurtigt selvmodsigende, hvis man fastholder forestillingen om et fast successionforløb. De enkelte dele bliver i så fald på samme tid successionstrin og dele af klimaks – i direkte modstrid med både organisme-analogien og antagelsen om en afsluttende konvergens i stedet for en flerhed af klimakser.⁸³

I stedet for et monoklimaks og en bestemt monosuccession argumenterer Tansley for en polyklimaks-model, der tillader flere udviklingsveje. Ikke mindst argumenterer han for, at forskellige relativt stabile tilstande, der kan forklares på anden måde end ved klimaforhold, også fortjener betegnelsen 'klimaks.' Det gælder bl.a. det edafiske klimaks (på særlig jordbund), det fysiografiske klimaks (særlig topografi), det biotiske klimaks (kontinuerlig græsning), brand-klimakset (fastholdt af periodisk tilbagevendende brande) og endog plæneklipnings-klimakset, der forudsætter tilbagevendende menneskelige indgreb.⁸⁴

⁸⁰ Arthur G. Tansley: "The Use and Abuse of Vegetational Concepts and Terms," in: *Ecology* **16** (3): pp. 284-307.

⁸¹ John Philips: "Succession, development, the climax and the complex organism: an analysis of concepts" I-III, in: *The Journal of Ecology* **22**, 1934: pp. 554-571, **23**, 1935: pp. 210-246 og 488-508. Clements bakkede selv artiklerne op uden forbehold (Clements 1936).

⁸² Også områder, der er "præget af en mere eller mindre tydelig succession," tilhører klimakset som del af dets udvikling (Weaver & Clements 1938, p. 479).

⁸³ R.H. Whittaker bemærker, at da Clements svar på indvendinger var indførelse af nye moderende ad hoc-termer, endte hans teori til slut med at være en terminologisk jungle (R.H. Whittaker: "A Consideration of Climax Theory: The Climax as a Population and Pattern," in: *Ecological Monographs* **23** (1), 1953: pp. 41-78).

⁸⁴ Tansley (1936), p. 292. Flere betegnelser for klimakstyper kan findes i Whittaker 1953.

Forskellen til Clements skyldes delvist forskelle i skala, hvor Tansley som nordeuropæer er mere opmærksom på differentieringer af mindre skala end en amerikaner som Clements⁸⁵ – udtrykket 'biom' blev da også senere reserveret til storskala-forskelle⁸⁶ – men er også i høj grad et spørgsmål om at betragte uensartede udviklinger som ligemæssigt naturlige. Denne pointe formulerede Tansley allerede i 1920 i en artikel om klassifikation af vegetationer.⁸⁷ Her argumenterede han ganske vist for, at klassifikationen nok skulle baseres på klimaks-tilstande, som han endnu betegnede som "quasi-organismer," men at disse tilstande kunne være af meget varierende karakter. De skulle ikke kun, som Clements ønskede, omfatte klimatiske klimakser, men også alle andre former for relativt stabile vegetationstyper.

Det er tænkeligt, skriver Tansley, at den overordnede bevægelse alt andet lige går mod klimatiske klimakser, men der er så mange faktorer, der undervejs begrænser denne udvikling og fører til nye tilstande af relativt stabil karakter, at de klimatiske klimakser forbliver en slags hypotetiske grænsebegreber. Tilgangen er pragmatisk: kun det relativt stabile kan meningsfuldt klassificeres – mellemformer må klassificeres som netop mellemformer eller som foreløbige successionstrin – og det er ikke afgørende, om det er klimaet, jordbunden, topografien, megafaunaen eller en vedvarende menneskelig påvirkning, der er begrænsende faktorer.

R.H. Whittaker går i en artikel om klimaks-teori fra 1953 – en artikel der forsøger at samle op og konkludere på mere end et halvt århundredes diskussion – et skridt videre end Tansley.⁸⁸ Ikke blot er der ikke klimatiske monoklimakser, som Clements hævdede. Tansleys polyklimaks-teori er også fejlagtig, for så vidt den antager, at der findes en række forskellige slags identificerbare klimaks. Alle klimakser er imidlertid både klimatiske, edafiske, topografiske, biotiske etc. på én og samme tid, eftersom alle disse og en række andre faktorer påvirker den særlige komposition på et givet sted.

Havde klimaet eller jordbunden været anderledes, havde ild, vand, vind, tåge eller sne været til stede i andre mængder, havde andre dyr været til stede eller var andre planter nået frem, osv., ja så var kompositionen også blevet en anden. Der er derfor heller ikke to klimakstilstande, som er fuldstændig ens. Det gælder, uanset om man sammenligner i rum eller i tid. Tilmed vil det typiske

⁸⁵ Tansley nævner det selv i "The Classification of Vegetation and the Concept of Development," in: *The Journal of Ecology* 8 (2), 1920: pp. 118-149. R.H. Whittaker har gjort opmærksom på, at russiske forskere, der har beskæftiget sig med stepper af samme størrelse som de nordamerikanske, når konklusioner i stil med Clements (Whittaker 1953). Det forhold, at Gleason er amerikaner, forhindrede dog ikke opmærksomhed på forskelle på mindre skala.

⁸⁶ 'Biomer' blev efter Shelford (1932) reserveret til at betegne større biogeografiske områder (10⁶ kvadratomiles) som tundra, taiga, ørken, steppe, boreal, montan, subalpin, tempereret, subtropisk og tropisk skov. Disse betegnelser modsvarer Clements' klimaks-formationer.

⁸⁷ Tansley (1920)

⁸⁸ Whittaker (1953) Jf. også Whittaker (1970), pp. 68ff, hvor han dog delvist falder tilbage i det gamle klima-klimaks-mønster.

klimaks bestå af en mosaik af tilstande, hvorfor Whittaker da også foreslår at tale om ”klimaks-mønstre” frem for om klimakstyper.

Dermed smuldrer det skarpe skel mellem successionstrin og klimaks. Den artssammensætning, som på et givet tidspunkt findes på et bestemt sted, er jo netop det optimale, det klimaks der under de givne klimatiske, edafiske og ikke mindst historiske betingelser kunne frembringes på netop dette særlige sted. Ellers ville det ganske enkelt ikke findes netop der. Enhver vegetation er et klimaks – men kan samtidig betragtes som et successionstrin på vej mod noget andet. Whittaker ønskede dog at bevare to elementer i klimaksteorien, som fortsat forekom ham vigtige eller nyttige.

Det første er skellet mellem de relativt stabile (klimaks-)faser og de anderledes flygtige (successions-)faser. Det andet er successionens retningsbestemthed: den bevæger sig mod det teoretiske klimaks (der ikke nødvendigvis nogensinde realiseres). Whittaker angiver ikke præcis, hvilke træk der kendetegner klimaksmønstret. Der er dog tale om en form for ligevægtstilstand, om hvilken man, med Eugene Odums klassiske opsummering fra udgangen af 1960’erne, blandt andet kan sige,

- at bruttoproduktiviteten er tæt på det maksimale, mens nettoproduktiviteten eller biomassetilvæksten til gengæld er meget lille,
- at biomassen er tæt på det maksimale, hvorfor vegetationen er maksimalt lagdelt og influerer habitatene på den mest gennemgribende måde,
- at organismerne i højere grad er diverse, specialiserede til snævre nicher og gensidigt afpassede i komplekse samspils- og fødekæder, samt
- at input og output af bl.a. energi, næring og vand kan forventes at forblive i en relativt stabil ligevægt over en relativt lang periode på trods af skiftende individ- og artssammensætninger.⁸⁹

I forbgående successionstilstande vil der ikke være samme grad af stabilitet og integration. Skalaforhold bliver her vigtige, for Whittakers pointer om mosaikagtige klimaksmønstre må forventes alene at gælde for områder af større målestok (han angiver ikke selv hvilken målestok, der er tale om). Mere lokalt kan der være tale om skiftende vegetationer, uden at det samlede klimaksmønster brydes.

I stedet for et egentligt skel mellem stabile og flygtige plantesamfund kunne man vælge at tale om et kontinuerligt spektrum.⁹⁰ Nogle samfund er relativt stabile og integrerede over længere perioder – de tilstedeværende arter

⁸⁹ Eugene P. Odum: “The Strategy of Ecosystem Development,” in: *Science* **164** (3877), 1969: pp. 262-270. Jf. også E.P. Odum: “Trends expected in Stressed Ecosystems,” in: *BioScience* **35** (7), 1985: pp. 419-422. Det bør dog nævnes, at de beskrevne træk i reglen antages at være mest markante i en før-klimaks tilstand, da det endelige klimaks ofte forbindes med de relativt lukkede skove, hvor kun mindre og midlertidige lysninger opstår ved træfald.

⁹⁰ Jf. også J. Moravec: “Influences of the individualistic concept of vegetation on syntaxonomy,” in: *Vegetatio* **81**, 1989: 29-39.

har afstemt adfærd og med tiden tillige en række fysiologiske træk efter hinanden – mens andre er meget kortvarige, forbigående og tilfældige. Og her imellem findes en lang række former, som ikke uden videre kan placeres i den ene eller den anden kategori. Ved at tale om kontinuum bliver det tydeligt, at man gennem klassifikationen vælger at sætte nogle grænser, som ikke altid er lige oplagte at placere. Denne grænsesætning er på ingen måde subjektiv, hvis man dermed mener tilfældig, men kan begrundes på forskellig vis med argumenter, der sjældent er tvingende. Der er gråzoner, men af pragmatiske grunde er det ønskeligt at skære igennem.

Whittaker antager som nævnt, at successive forandringer er retningsbestemte, selvom der måske aldrig etableres noget, der tilnærmelsesvist kan betegnes som et ligevægtspræget klimaksmønster. Det skal fortsat være muligt at tale om progression og regression. Regressioner følger af eksterne påvirkninger som stormfald, en voldsom brand eller et kraftigt insektangreb. De successive tidslige forandringers retning modsvarer de rumlige eller geografiske forandringer, som kan registreres langs de centrale gradienter fugtighed, varme og højde.⁹¹ Ligesom man langs gradienter kan konstatere en stigende niveaudeling eller stratifikation, så kan der ved den tidslige succession ses en voksende niveaudeling, der standser tidligere i områder med vanskelige vilkår: tørre, kolde og/eller højtliggende områder. Whittaker er her helt på linie med Warming. Der er retning i bevægelsen, der dog ofte standses (midlertidigt eller permanent) af vanskelige miljøbetingelser.

Den amerikanske biolog Daniel Botkin har i bogen *Discordant Harmonies* fra 1990 strammet kritikken af klimaks-forestillingen nok en tand. Klimakset er end ikke en hypotetisk og muligvis aldrig opnåelig endestation men ren fiktion. Det er dynamikken, der er det fremtrædende, ikke hverken balancen eller den entydige retning mod en ligevægstilstand. Selv uden menneskelig påvirkning, vil vegetationen aldrig være konstant hverken i form, struktur eller proportion, men ændrer sig løbende på alle tidslige og rumlige skalaer.⁹² At udpege én hypotetisk tilstand som den, der giver successionen retning, vil være et tilfældigt valg. Skulle en sådan tilstand tilnærmelsesvist være realiseret, vil det kun være forbigående.

Botkin giver en lang række eksempler på faktorer, der, ud over de langvarige klimatiske ændringer, sørger for en bestandig dynamik: brande, oversvømmelser, stormfald, kortvarige vejrsmæssige ekstremer, insektangreb, store dyrs påvirkninger, invasive arter, plantepopulationers ofte langsomme bevægelser osv. Generelt er der tale om forhold, som også både Gleason, Tansley og Whittaker tidligere havde peget på. Forskellen til Whittaker er primært, at Botkin opgiver enhver forestilling om et retningsgivende klimaks – og det måske

⁹¹ Whittaker (1970), pp. 40ff og 68ff.

⁹² Daniel Botkin: *Discordant Harmonies*, Oxford University Press 1990, p. 62. Jf. også hans *Forest Dynamics. An Ecological Model*, Oxford University Press 1993, hvor skovudvikling analyseres med udgangspunkt i en computerbaseret model.

endda primært fordi han forbinder det med Clements' forestilling om relativt faste artsgrupperinger, der bevæger sig i flok.

Menneskers og andre dyrs indvirkning

Robert Whittakers behandling af klimaksspørgsmålet er, ligesom mange andre planteøkologers, præget af, at det primært er vegetationerne, der bliver taget udgangspunkt i. Derfor bliver dyrenes – insekterne, de store dyr og ikke mindst menneskenes – påvirkninger af vegetationen betragtet som eksterne. Det er ikke mindst på den baggrund, at hans bestræbelse på at bevare de to elementer fra klimaksteorien forekommer plausibel. Problemet er, at dyreverdenen på godt og ondt er en integreret del af de biologiske netværk. Dyr kan bestøve, jordforbedre, gøre næringsstoffer tilgængelige osv., men de kan sandelig også angribe, fjerne eller æde planter, ligesom de på mere indirekte vis kan påvirke artssammensætningen.

Den hollandske økolog F.W.M. Vera er en af dem, der mest systematisk, blandt andet gennem grundige litteraturstudier, har undersøgt store dyrs indvirkning på vegetationen, og hans konklusioner ligger langt fra klimaksteoriernes forestillinger om selvgenererende relativt lukkede skovvegetationer som slutningsled i de europæiske og nordamerikanske tempererede lavlandsområder.⁹³ Veras hovedkonklusion er, at tilstedeværelsen af store dyr har en langt mere gennemgribende indflydelse på vegetationen og på successionens forløb, end tidligere antaget. Den skov, som Warming, Clements og andre beskriver som et klimaks, der vil opstå uden ekstern påvirkning, er selv et resultat af menneskelig indgriben. Enten fordi store dyr er fjernet gennem jagt eller som resultat af målrettet skovdrift.

I stedet formulerer Vera en cyklisk teori om vegetationens udvikling, hvor der finder et fortsat successivt forløb sted uden klimaks. En sådan cyklus kan typisk se ud på følgende måde.⁹⁴ På et afgræsset område etablerer tornede og uspiselige buske sig i et område. De tornede buske beskytter små nyetablerede træer mod dyr, der afgnaver de friske skud, og giver ly for fugle og smådyr, der samler frø fra træer. Områder med træer etablerer sig, beskyttet af buskvegetationen. Udvoksede høje træer skygger efterhånden for buskene, der ekspanderer i brynene, men forsvinder fra kernen. De græssende dyr får igen adgang til kernen af området med træbevoksning. Dette umuliggør en regeneration af træerne. Når de store træer vælter, reableres et lysåbent græsningsområde i kernen af lunden, og cyklen kan starte forfra.

⁹³ Vera (2000). Bogen er rig på referencer til andre forskere, der på linie med Vera understreger store dyrs afgørende betydning for successionen. Jf. også Thomsen 1996

⁹⁴ Vera (2000), pp. 376ff. Veras tese har rejst en omfattende debat, som jeg ikke skal forfølge her. Et par eksempler på tolkninger, der peger i en anden retning, er Jens-Christian Svenning: "A review of natural vegetation openness in north-western Europe," in: *Biological Conservation* **104**, 2002, pp. 133-148; H. John B. Birks: "Mind the gap: how open were European primeval forests?" in: *Trends in Ecology and Evolution* **20** (4), 2005: pp. 154-156.

Det generelle landskabsbillede vil selv uden menneskelig indgriben, være åbent og parkagtigt med en stor variation af henholdsvis afgræssede områder med enkeltstående træer, områder præget af buskvegetation og områder med højskov omkranset af krat. Alle biotoper er til stede på samme tid men på vekslende steder. Det er oplagt, at et cyklisk forløb kan give problemer for klassifikationen af vegetationer – eller af økosystemer.

Både Warming, Clements og hovedparten af den efterfølgende tradition har taget udgangspunkt i to grundantagelser. Den ene antagelse er, at vegetationen er af primær, dyrene af sekundær betydning. Dyrene kunne understøtte, udnytte og drage glæde af vegetationen, men ikke grundlæggende påvirke den. Den anden antagelse er, at vegetationsfysiologien bestemmes af anorganiske faktorer som klima, fugtighed, jordbund etc., og at de fysiologisk definerede vegetationstyper følgelig kan fordeles relativt klart på geografiske områder. Højskoven vil være slutningsled på de bedste lokaliteter, mens mindre lagdelte former kun eksisterer som midlertidige successionstrin eller som slutningsled i områder med vanskelige kår.

I den udstrækning cykliske forløb med vekslende biotoper foregår, ikke blot i europæiske lavlandsområder, vil det påvirke muligheden for at fordele vegetationstyper på områder. I hvert fald må de mere differentierede opdelinger i højere grad betegnes som midlertidige. Mange af de større dyr er allerede forsvundet fra lavlandsområderne, og forstyrrer ikke længere den videnskabelige klassifikation. Ét større dyr påvirker dog fortsat mere end nogensinde, nemlig mennesket, og som vi skal se om lidt, stiller det syntaksonomien overfor nogle påtrængende dilemmaer.

I et forsøg på at undgå den clementske forestilling om den lukkede organisme med et fastlagt livsforløb introducerede Tansley i 1936 et nyt begreb, nemlig 'økosystem.'⁹⁵ Ud over at undslippe organisme- og fællesskabsanalogierne opnår han tre ting. For det første får han indlemmet dyreverdenen. For det andet får han pointeret den nære forbindelse mellem organismerne og det uorganiske miljø. Systemet rummer det hele og ikke blot vegetationen eller den organiske del. Ikke mindst får han for det tredje inddraget menneskene som en naturlig del af det økologiske system. Det kan ikke nytte kun at undersøge et begrænset antal udviklinger, som betragtes som "naturlige," mens den langt større mængde af processer, som påvirkes af mennesker, ignoreres. Mennesket er ligeså meget en del af naturen som alle andre organismer, en stærk biotisk faktor, som ikke må glemmes.⁹⁶

Flere nisser flyttede dog med over i det nye begreb, der især efter Eugene Odums brug af det som fundamentalbegreb i bogen *Fundamentals of Ecology*

⁹⁵ Tansley (1936) Begrebet har flere forløbere, bl.a. 'mikrokosmos' og 'biocoenose,' der begge blev introduceret allerede i 1800-tallet, og det kan i en række tilfælde være vanskeligt at skelne fra begreber som 'levested,' 'habitat' og 'biotop.'

⁹⁶ Tansley (1936), pp. 303f.

fra 1953 blev et nøglebegreb i økologien.⁹⁷ Idéen om klimaks dukkede op som antagelser om stabile ligevægts-tilstande, defineret ved lukkede energi- og næringsstofkredsløb, stabil divers artssammensætning og vedvarende funktionalitet og fysiognomi. Disse ”naturlige” ligevægtstilstande truedes af menneskelige indgreb – der igen, og på trods af Tansleys udtrykkelige hensigter, endte udenfor systemet. Dette forhold forstærkedes af, at økosystemerne ofte blev rumligt og tidsligt snævert definerede, så den tabte ligevægt forventedes retableret indenfor nogle temmelig rigide rammer.⁹⁸ Meget økologisk forskning blev fortsat koncentreret om områder, der ikke er direkte påvirkede af mennesker, de ideale referenceområder, hvor man ikke behøver være humanøkolog for at forstå systemernes udvikling.

Det kan synes oplagt at klassificere økosystemer snarere end vegetationerne alene. Klassifikationen af økosystemer giver imidlertid anledning til nogle særegne vanskeligheder. For det første er et økosystem i endnu mindre grad end en vegetation en fast defineret rumlig kategori, men kan i størrelse være alt fra en regndråbe til jordkloden som helhed. Dette problem kunne dog håndteres gennem en præcision af størrelsesordenen. For det andet vil ethvert økosystem være nært forbundet med de omgivende systemer på en måde, der gør det vanskeligt at foretage afgrænsninger. Dels vil en række af systemets bevægelige dele, dyrene, være knyttet til flere systemer på én gang. Dels vil de næringsstof- eller energicykler, som driver værket, almindeligvis være langt mere omfattende end de systemer, man påtænker at anvende til klassifikation. For det tredje rummer de økologiske systemer i modsætning til vegetationerne så magtfuld, dynamisk, uregelmæssig og uforudsigelig en faktor som mennesker.

Når man ser på syntaksonomien som en optegnelse af den biologiske diversitet på niveauet over populationer, livsformer og funktionelle grupper, er der da også to forhold, som træder frem. For det første har det typisk primært været det mest stabile element, nemlig vegetationen, der danner udgangspunkt. Og den mest almindelige form for klassifikation af mere differentieret karakter har da også været baseret på de mest markante – karakteristiske eller dominerende – arter. Det andet iøjefaldende forhold er, at der er lagt betydelig mere energi i identifikationen af områder, der er relativt upåvirkede af mennesker end i de menneskeprægede.

Det er der især tre grunde til. Dels er det lettere at klassificere vegetationer, der ikke har været udsat for voldsomme og uregelmæssige menneskelige påvirkninger. De stærkt menneskeligt prægede områder er i reglen enten meget

⁹⁷ Eugene Odum: *Fundamentals of Ecology*, Philadelphia: W.B. Saunders 1953. Om økosystembegrebet og dets udvikling handler Frank B. Golley: *A history of the ecosystem concept in ecology: more than the sum of the parts*, New Haven: Yale University Press 1993, og Worster (1996); Frank B. Golley: ”The Ecosystem Concept: A Search for Order,” in: *Ecological Research* 6, 1991: 129-138, og Stephen Bocking: ”Visions of nature and society: A history of the ecosystem concept,” in *Alternatives* 20 (3), 1994.

⁹⁸ Robert O'Neill: ”Is it time to bury the ecosystem concept? (With full military honors, of course!),” in: *Ecology* 82 (12), 2001: pp. 3275-3284.

forsimplede eller vegetationsmæssigt temmelig mudrede. Det gælder til den ene side områder med intensivt landbrug og plantagedrift, til den anden side områder med et stort indhold af indførte eller kultiverede planter som parker og haver. Dels har klassifikationen i stigende grad været rettet mod områder, der har en bevaringsmæssig værdi, der gør de voldsomme menneskelige påvirkninger problematiske. Endelig har der – på trods af den modsatrettede indsats fra folk som Linné, Darwin og Tansley – været en udbredt opfattelse om, at naturligheden ikke omfatter mennesker.

Floristisk syntaksonomi

Den mest indflydelsesrige syntaksonomiske tilgang er den, som schweizeren Josias Braun-Blanquet har udviklet i sin *Pflanzensoziologie*.⁹⁹ Braun-Blanquet angiver her 5-6 forskellige måder at opdele plantesamfund på, men forkaster de fleste af forskellige grunde.¹⁰⁰ Problemet med den *fysiognomiske* tilgang, der søger at give videnskabelig præcision til folkelig-taksonomiske kategorier som skov, krat, hede, steppe etc., er, at det ikke synes muligt at give begreberne en tilstrækkeligt differentieret betydning. Den *økologiske* tilgang og *habitat*-tilgangen lider under, at det ikke er klart hvilke faktorer, der skal gøres til hovedårsag, og hvilke der skal tilkendes en sekundær rolle. Der kan ikke forventes enighed om en enkelt klassifikation. Forskellige faktorer har forskellige betydning fra sted til sted, og forskellige forfattere kan forventes at lægge vægten forskelligt. Endelig beror Clements' *organismemodel* på så mange hypotetiske forudsætninger, at det vanskeligt kan findes opbakning til en klassifikation på den basis.

Braun-Blanquet konkluderer, at en klassifikation i udgangspunktet må være floristisk. Uanset hvilke økologiske årsagssammenhænge, man finder betydningsfulde, hvilke fysiognomiske forhold, man gør sig antagelser om, og hvilke successionsteorier, man finder mest overbevisende, så vil feltarbejderen altid støde på vegetationer med planter, som kan identificeres. En floristisk klassifikation vil i anden runde kunne anvendes i økologisk, fysiognomisk eller successionsteoretisk øjemed, hvad Braun-Blanquet da også i udstrakt grad gør i sin bog, og kan relateres til de fysiske betingelser, som den specifikke plantesammensætning afspejler.

En floristisk klassifikation kan foretages på tre måder.¹⁰¹ Man kan gruppere 1) efter nogle få dominerende arter, de varmingske fyrster, 2) efter kvantificerbare relationer mellem en større mængde tilstedeværende arter, eller 3) efter

⁹⁹ Josias Braun-Blanquet: *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde*, 2. udgave, Wien: Springer-Verlag 1951. 1. udgaven udkom allerede i 1928, mens 3. og sidste udgave er fra 1964. På de punkter, som her berøres, er der ikke væsentlige principielle forskelle. Braun-Blanquet er arvtager til Schröters og Flahaults såkaldte Zürich-Montpellier-skole.

¹⁰⁰ Braun-Blanquet (1951), pp. 553ff.

¹⁰¹ Braun-Blanquet (1951), pp. 559ff.

karakteristiske og ofte forekommende artssammensætninger. Braun-Blanquets bud er, ligesom Schouws, at søge karakteristiske artssammensætninger, som han forsøger at kvantificere ved hjælp af numeriske tabeller, der angiver markante plantearters dækningsområde eller dækningsgrad, antal, bestandighed el.lign. i forskellige plantesamfund.

I Braun-Blanquets eget forslag, hvor associationerne danner udgangspunktet på samme måde som arten gør i den linnéske klassifikation, findes fire højere kategorier (samfundskreds, klasse, orden og forbund/alliance) og to lavere (subassociation og variant).¹⁰² Forbilledet er det linnéske hierarki med folketaksonomiske rødder. Det gælder helt ud i navngivningen, hvor associationernes navne findes ved at føje endelsen ”-etum” til stammen af de vigtigste arter, forbundenes navne findes ved at tilføje endelsen ”ion” etc. Jo højere op i hierarkiet, man bevæger sig, desto større rolle får økologiske betingelser som varme, fugtighed og jordbund dog ved karakteriseringen af den enkelte enhed. Årsagssammenhængene er her mere åbenbare end på associationsniveau. Samfundskredsene stemmer derfor også i det store og hele overens med de biogeografiske regioner.

Braun-Blanquet foreslår samtidig, at den overordnede opdeling af plantesamfundene foretages efter et progressionsprincip i stil med det warmingske.¹⁰³ Dvs. man begynder med det sociologisk set simpleste samfund af fritsvævende organismer i vand eller luft, og slutter med de mest komplicerede og fuldendte, hvilket vil sige de tropiske regnskove i deres ”majestætiske pragt og yppige overflod,” hvor stofproduktionen er størst og rummet bedst udnyttet. De primitive samfund er midlertidige frontløbere på udsatte steder; steder der dog i visse tilfælde er så udsatte, at det aldrig bliver til mere. De mere komplekse og autonome skovsamfund er omvendt de ”relativt stabile” endemål for en langvarig tilpasningsproces. De er lukkede, har eget indre klima, og rummer en stor mængde arter, der er gensidigt afpassede, fordi tilstedeværelsen af organismer i sig selv udgør den væsentligste livsbetingelse for den videre evolutionære udvikling.

Den braun-blanquetske tilgang blev i 1976 lagt til grund for et nyt forsøg på at lave en ny fælles kodeks for plantesociologisk nomenklatur.¹⁰⁴ Associationen blev også her tilkendt rollen som basisniveau i et hierarki, der ligesom hos Braun-Blanquet rummer de højere niveauer klasse, orden og alliance (ud over bi- eller hjælpeniveauer som sub-klasse, sub-orden og sub-alliance) samt underniveauet sub-association. En association diagnosticeres ved hjælp af mindst én

¹⁰² Braun-Blanquet (1951), pp. 562ff. Associationen kan da også hos Braun-Blanquet siges at have status som en slags stærkt integreret quasi-organisme, der gør parallellen til arten relativt oplagt.

¹⁰³ Braun-Blanquet (1951), pp. 576ff. Jf. også pp. 513ff.

¹⁰⁴ J.J. Barkman, J. Moravíc & S. Rauschert: “Code of Phytosociological Nomenclature,” in: *Vegetatio* 32 (3), 1976: 131-185 (den reviderede 2. version er fra 1986, *Vegetatio* 67: 145-195). Kodeksen er udarbejdet under International Society for Vegetation Science.

såkaldt *relevé*, dvs. liste med karakteristiske plantearter med en kvantitativ opgørelse over forekomst. Den navngives efter en eller to dominerende eller karakteristiske planter fra listen. Højere syntaxa diagnosticeres gennem specificering af karakter og/eller særegne arter samt mindst én lavere placeret syntaxon.

Parallellen mellem denne kodeks og det linnéske system er åbenbar. Hierarkiet er indrettet på samme måde med ét grundniveau – i det ene tilfælde arten, i det andet tilfælde associationen – tre overliggende niveauer og et underliggende. Tilmed er to af navnene på de overliggende niveauer hentet hos Linné. Denne parallelitet giver et noget problematisk signal om, at de enkelte associationer udgør relativt distinkte, homogene og stabile former i stil med arterne. Det er langt fra tilfældet – selvom også arterne, som vi senere skal se, i mange tilfælde kan være temmelig flossede i kanten.

Pluralistisk klassifikation

Opgivelsen af forestillingen om klart definerede klimakssamfund som klassifikationsbasis til fordel for den individualistiske og gradualistiske opfattelse med mosaikagtige vegetationer har ført til en betydelig forøgelse af antallet af anerkendte plantesamfund. Tendensen indenfor vegetationsvidenskaben har generelt været *splitting* snarere end *lumping*.¹⁰⁵ Da der ikke har været klare kriterier for størrelsen og varigheden af de klassificerede vegetationer og desuden relativt lempelige krav til størrelsen og antallet af relevéer ved diagnosticering, har der været mulighed for en stærk differentiering.

Mange vil sige, at differentieringen er gået langt ud over det pragmatisk anbefalelsesværdige, og at det undergraver muligheden for et nogenlunde stabilt og anvendeligt syntaksonomisk system. Andre vil dog pointere, at pragmatikken ikke tilsiger et stabilt *system*, men snarere en stabil klassifikatorisk *struktur*, dvs. nogle klare metoder og standarder for klassifikation af vegetationer – uanset om resultatet er ustabile systemer. Især numeriske syntaksonomer vil argumentere for det sidste: spørgsmålet er ikke, hvordan man får stabile endsige objektive klassifikationer – noget sådant findes ganske enkelt ikke – men om man får formelle redskaber, der sikrer præcision og gentagelighed.¹⁰⁶ Ligesom taksonomien opererer med operationelle taksonomiske enheder (*OTU*er), må syntaksonomien udvikle operationelle syntaksonomiske enheder (*OSU*er).

En af fortalere for udviklingen af numerisk syntaksonomi, Ladislav Mucina, lavede i 1997 en undersøgelse af tendenser indenfor vegetationsvidenska-

¹⁰⁵ B.M. Mirkin: "Plant taxonomy and syntaxonomy: a comparative analysis," in: *Vegetatio* **82**, 1989: 35-40; Mirkin (1989).

¹⁰⁶ Ladislav Mucina: "Classification of Vegetation: Past, Present and Future," in: *Journal of Vegetation Science* **8** (6), 1997: pp. 751-760.

ben, med udgangspunkt i fire markante tidsskrifter.¹⁰⁷ Han konstaterede fem klare tendenser. Den første tendens var en stigende *formalisering* – operationalisering med standardiserede metoder. Denne tendens hænger sammen med den stigende brug af computere, digitaliserede databaser og software-baserede algoritmer. I stedet for at lade klassifikationen af vegetationer afhænge af erfaring og dømmekraft, forskydes behovet for erfaring og dømmekraft på denne måde til udviklingen af adækvate metoder og systemer, mens selve klassifikationen søges automatiseret.

Tendensen til formalisering er tæt forbundet med en tendens til *pluralisme*. Det kan forekomme paradoksalt, men der findes ikke en alment accepteret form for formalisering. I stedet er der en række konkurrerende tilgange med forskellige metoder, regler, algoritmer og software med en uensartet vægtning af karakterer, en uens inddragelse af habitat-karakteristika etc. Tendensen går i retning af en flerhed af komplementære klassifikationssystemer, mens håbet om én enkelt stabil, endegyldig og objektiv klassifikation er opgivet. Pluralismen indebærer også, at klassifikationerne ikke behøver være af vegetationer, men kan være af habitater, biotoper eller økosystemer, så andre elementer end karakteristiske planter inddrages.

Den tredje tendens, som Mucina peger på, er *indeterminisme*. Der tillades overlapninger og gråzoner mellem syntaxa frem for fastholdelse af skarpe grænser. En bestemt vegetation kan klassificeres som overvejende tilhørende et syntaxon frem for andre, men med islæt af disse, eller omvendt kan systemet indrettes med glidende overgange mellem de enkelte syntaxa.

En fjerde tendens går i retning af *pragmatisme*, hvilket her betyder indretning af systemer, der er afpasset bestemte formål. I stedet for et enkelt klassifikatorisk hierarki, der i princippet skal kunne anvendes til alle formål, men som til gengæld opfattes som utilfredsstillende af brugerne, peger denne tendens i retning af at udvikle forskellige systemer, der er specielt designet efter aftagerens behov. Det kan betyde, at anvendelsen skal være så tilstrækkeligt simpel og operationel, at man med nogle i reglen stærkt begrænsede tids- og mandskabsmæssige ressourcer kan nå frem til brugbare resultater, uanset om det er gennem traditionelt feltarbejde eller med brug af nye værktøjer som satellitfotos og GIS til at kortlægge vegetationsudviklingen.

Den femte og sidste tendens, som Mucina fremhæver, er en stigende orientering mod *funktionalistiske* klassifikationer med anvendelse af de livsformer, laug eller funktionelle grupper frem for taksonomiske grupper. Vegetationsforskningen kombineres her med bestræbelsen på at kortlægge de økologiske systemers funktionalitet i lyset af bl.a. klimatiske forandringer.

De mange forskellige tilgange til klassifikation af områder med forskelligt biotisk indhold – uanset om man anvender betegnelserne vegetation, association, habitat, biotop, biocoenose, økosystem, syntaxon, naturtype, landskabs-

¹⁰⁷ Mucina (1997). De fire analyserede tidsskrifter er *Journal of Vegetation Science*, *Vegetatio*, *Tuexenia* og *Phytocoenologia*.

type eller plantesamfund – har skabt et sandt vildnis af mulige klassifikationer. Det er ikke i sig selv et problem, hvis der er tale om forskellige, men hver for sig velbegrundede hensigter, som igen fører til forskellige, men hver for sig relevante opdelingsprincipper og -metoder. Problemerne opstår først, når der bliver tvivl om, hvilken type klassifikation, der egner sig til mere overordnede hensigter – og kortlægningen af biodiversiteten vil netop være af denne type. Her er det ikke uden videre oplagt, hvilken tilgang der vil være mest egnet.

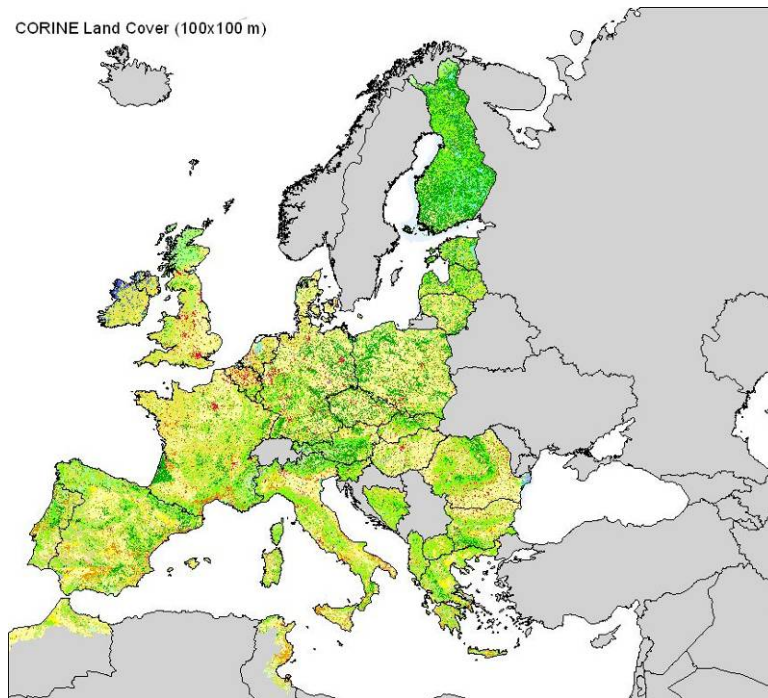
Fire slags klassifikation

Under alle omstændigheder vil der dog være behov for en institutionel understøttelse af de enkelte systemer, så der i det mindste inden for hver type kan tale om en fælles referenceramme. I løbet af de senere år er der da også i europæisk sammenhæng udviklet en række sådanne institutionelt understøttede klassifikationssystemer.¹⁰⁸ Systemernes forskellighed er ganske illustrativ både for pluralismen og for de dilemmaer, man stilles overfor.

Jeg skal her nøjes med kort at beskrive de fire, der mest eksplicit er blevet til i EU-regie. De to af dem er knyttet til det såkaldte CORINE-projekt (*Coordination of Information on the Environment*). Det tredje såkaldte EUNIS-projekt ligger i forlængelse heraf (*European Nature Information System*). Dets primære opgave er at understøtte gennemførelse af de såkaldte Natura 2000-direktiver. Det fjerde system er det såkaldte BioHab-projekt (*Biodiversity and Habitats*).¹⁰⁹

¹⁰⁸ Tilsvarende bestræbelser foregår også andre steder. Lad mig nøjes med et par nordamerikanske eksempler. The Nature Conservancy udgav i 1998 en klassifikation af terrestriske økosystemer indenfor en floristisk tradition (Grossman D.H. et al.: *International classification of ecological communities: terrestrial vegetation of the United States. Volume I, The National Vegetation Classification System: development, status, and applications*, The Nature Conservancy: Arlington, VA 1998; <http://www.natureserve.org/library/vol1.pdf>.) The Ecological Society of America har i forlængelse heraf udviklet nye fælles floristiske standarder (Robert Peet et al.: *A Vision for Implementing a Vegetation Classification for the United States*, The Ecological Society of America's Panel on Vegetation Classification 2001). Også Federal Geographic Data Committee har udarbejdet et *National Vegetation Classification System* (<http://www.fgdc.gov/standards/projects/FGDC-standards-projects/vegetation/>). Robert G. Bailey har for US Forest Service, udviklet et hierarkisk klassifikationssystem baseret på geofysiske træk (R.G. Bailey: *Ecoregions*, New York: Springer Verlag 1998; http://el.erd.usace.army.mil/emrrp/emris/emrhelp2/bailey_s_ecoregions_spatial_topics.htm). Også WWF har fået udarbejdet en klassifikation med 14 biomer og 825 globale økoregioner (D.M. Olson et al.: "Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth," *BioScience* 51 (11), 2001: pp. 933-938).

¹⁰⁹ Af andre projekter kan nævnes projektet European Vegetation Survey (J.S. Rodwell et al.: *The Diversity of European Vegetation. An overview of phytosociological alliances and their relationships to EUNIS habitats*, Report EC-LNV nr 2002/054, Wageningen 2002), og Europa-rådets PHYSIS-projekt (Pierre Devillers, Jean Devillers-Terschuren & Charles Vander Linden: *Palaearctic Habitats*, 1996), en videreudvikling af CORINEs biotop-projekt. Hertil skal lægges en række nationale projekter. I Danmark har DMU udviklet den interaktive DANVEG-database



Kort over EU's lande med kategorier fra CORINEs landdække-projekt. De grønne nuancer er primært skov, de gule og brunlige nuancer er landbrugsarealer, mens de røde og lilla arealer er "kunstige overflader," dvs. byer og anlæg.

CORINE-projektet omfatter flere delprojekter, hvoraf to har interesse i vor sammenhæng. Det ene er det generelle såkaldte *land cover*-projekt, der bl.a. har til formål at kortlægge land- og havområder i EU's område på basis af en flerhed af karakteristika.¹¹⁰ Projektet er hierarkisk organiseret og opererer på overordnet plan med fem hovedkategorier: 1) kunstige overflader (byer, industri, transport, parkanlæg mm.), 2) landbrugsområder (herunder frugtplantager), 3) skove og "halv-naturlige" områder, 4) vådområder samt 5) vanddækkede områder. På andet niveau er opdelt i 15 kategorier, og på tredje niveau i 44 kategorier.

Det begrænsede antal kategorier gør, at der bliver tale om meget generelle karakteristika. F.eks. er der blot tre kategorier for skov: 'løvskove,' ' nåle-skove' og 'blandings-skove,' hvortil kan lægges kategorien 'skov-krat-overgange.' Land cover-projektet er da også alene indrettet på at give et samlet billede af landdækket, herunder landanvendelsen i EU, og dets udvikling ved

(Danske Vegetationstyper) med karakteristika af 130 "naturlige og seminaturlige" plantesamfund (www.danveg.dk).

¹¹⁰ *CORINE land cover manual*, EU: Luxembourg u.å.; Georg Büttner et al.: "The European CORINE Land Cover 2000 Project," paper presented at the XXth Congress of International Society for Photogrammetry and Remote Sensing, Istanbul 2004.

hjælp af satellitfotos. Det giver mulighed for at registrere væsentlige skift fra eksempelvis skov til græsning eller landbrug, eller stigende urbanisering. Det kan derimod ikke registrere de specifikke ændringer, som finder sted indenfor de enkelte kategorier. Projektet kan siges at ligge indenfor en lang geografisk tradition for kortlægning, men er samtidig præget af de nye teknologiske muligheder, som er opstået med satellitfotos og digitaliserede geografiske informationssystemer (GIS).

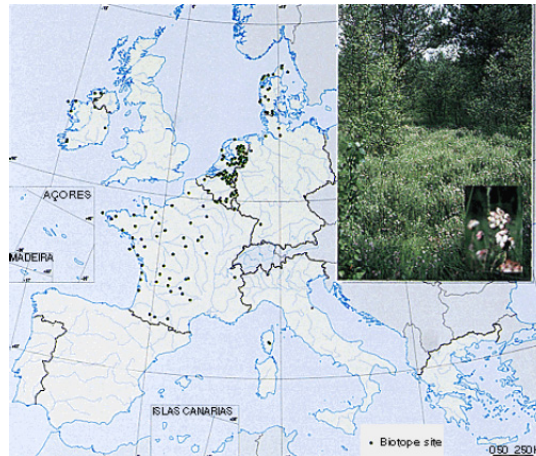
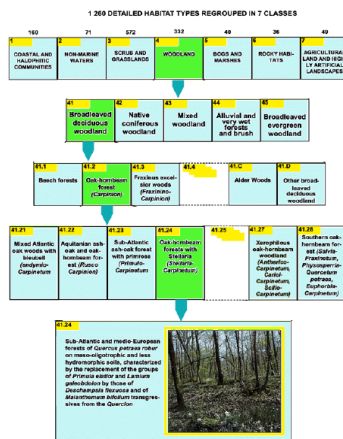
Begrebet 'land cover,' på dansk 'landdække,' er interessant, fordi det adskiller sig markant fra tidligere nævnte grundbegreber som 'habitat,' 'vegetation,' 'økosystem' etc. Især på to punkter. For det første går det ikke på samme måde ind i den specifikke artssammensætning, der kendetegner et område, i hvert fald kun på et meget generelt niveau. Nok så væsentligt er, for det andet, at de såkaldte "kunstige overflader" og andre stærkt menneskeprægede områder indgår med særskilte kategorier. Der er ikke tale om en i snæver forstand biologisk klassifikation, men om en generel geografisk.

Det andet projekt under CORINE, biotop-projektet, er mere specifikt rettet mod at kortlægge den vilde flora og fauna gennem registrering af relativt uberørte naturtyper eller habitater. Formålet er at identificere de hovednaturtyper (rapporten bruger både betegnelserne 'fællesskaber,' 'biotoper' og 'habitater'), der "bidrager til et områdes beskyttelses-betydning."¹¹¹ Bestræbelsen har især været rettet mod sjældne såkaldte "naturlige eller næsten-naturlige" typer og de mere udbredte "halv-naturlige" typer, der er resultatet af en lang periode med relativt stabile menneskelige påvirkninger.

Den overordnede opdeling i 7 hovedkategorier er en kombination af forskellige kriterier (der bl.a. kombinerer de to øverste opdelinger i Warmings systematik). Fire kategorier relaterer til livsmedie (salt- og ferskvand, mose og sump, samt klipper, sten og sand), mens to kategorier refererer til fysiognomi (græs og krat, samt skov). De mere "kunstige" naturtyper – forskellige slags byområder, parker, plantager, landbrug etc. – der udgør 80-90% af EU's område, er samlet i én sidste hovedkategori.

De kriterier, som er anvendt ved kortlægningen, er af bemærkelsesværdigt blandet art. Udgangspunktet er ganske vist en plantesociologisk – primært floristisk – klassifikation, men der er samtidig inddraget referencer til både zoologiske og fysiske forhold, ligesom æstetiske kvaliteter i en vis udstrækning indgår. De udvalgte biotoper eller naturtyper er således karakteriseret ved mindst et og helst flere af følgende træk. De skal dække tilstrækkeligt store områder til at være levesteder for dyr med stor aktionsradius. De skal være fysiognomisk signifikante i landskabet. De skal rumme betydelige populationer af sjældne eller følsomme arter. De skal udgøre "nødvendige elementer" i større økosystemer. De skal være bemærkelsesværdige på grund af økologiske processer eller æstetiske kvaliteter.

¹¹¹ Pierre Devillers, Jean-Devillers-Terschuren & Jean-Paul Ledant: *CORINE biotopes manual. Habitats of the European Community*, Luxembourg: EU-commission 1991, Part 2, p. 7.

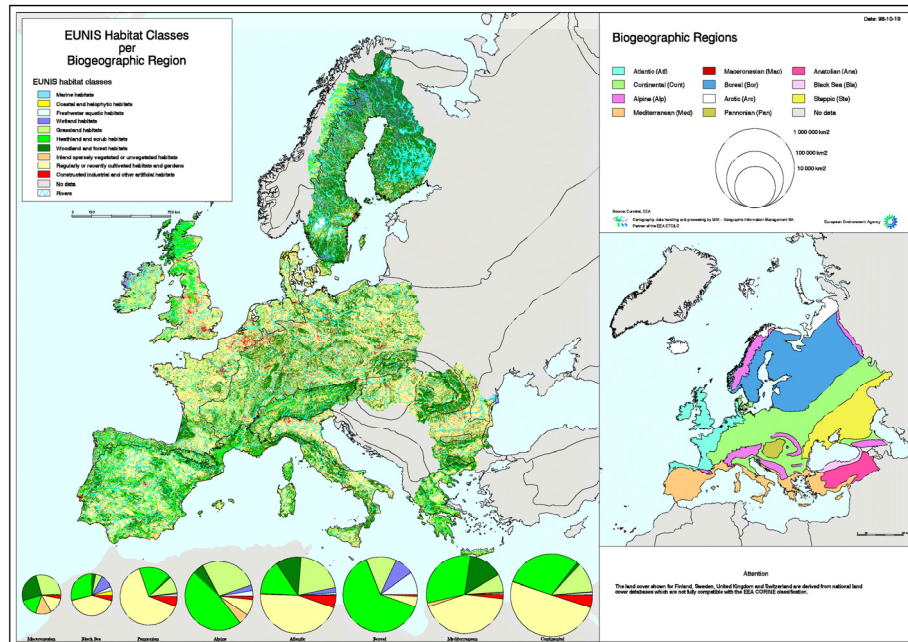


Til venstre skitse af CORINE's biotopklassifikation og kodningssystem Til højre et eksempel på brug af systemet – kortlægning af hedeområder.

Det er tilstræbt, at klassifikationen skal være fleksibel, bl.a. ved at muliggøre et åbent antal underopdelinger, at typerne er lette at identificere, og at der så vidt muligt er kompatibilitet i forhold til andre klassifikationer. De enkelte biotopbeskrivelser i databasen rummer referencer til en række alternative klassifikationer. Særlige kvaliteter i de enkelte områder er registreret i et blad i databasen. Det gælder både generelle beskrivelser af områdets karakter, dets indhold af markant flora og fauna, dets særligt værdifulde kvaliteter (populationer af sjældne arter, æstetiske kvaliteter) og sårbarhed.

Selvom der er tale om en biotop-klassifikation, der inddrager en række ikke-botaniske elementer, er denne del af CORINE-projektet som sagt præget af en plantesociologisk-floristisk tradition med klassifikationer baseret på statistiske opgørelser over tilstedeværende plantearter. Det delvist sammenlignelige EUNIS-projekt er i højere grad en egentlig habitat-klassifikation, der anvender andre parametre i klassifikationen. 'Habitat' defineres som "et sted, hvor planter eller dyr normalt lever, og som primært er karakteriseret ved dets fysiske træk (topografi, plante- eller dyrefysiognomi, jordbund, klima, vandkvalitet etc.) og sekundært ved de plante- og dyrearter, der lever der."¹¹² Det er ikke blot de fysiske forhold, der anvendes i klassifikationen, men også plantedækkets fysiognomi og de store dyrs påvirkning. Menneskelige påvirkninger spiller her en væsentlig mindre rolle end i land cover-projektet.

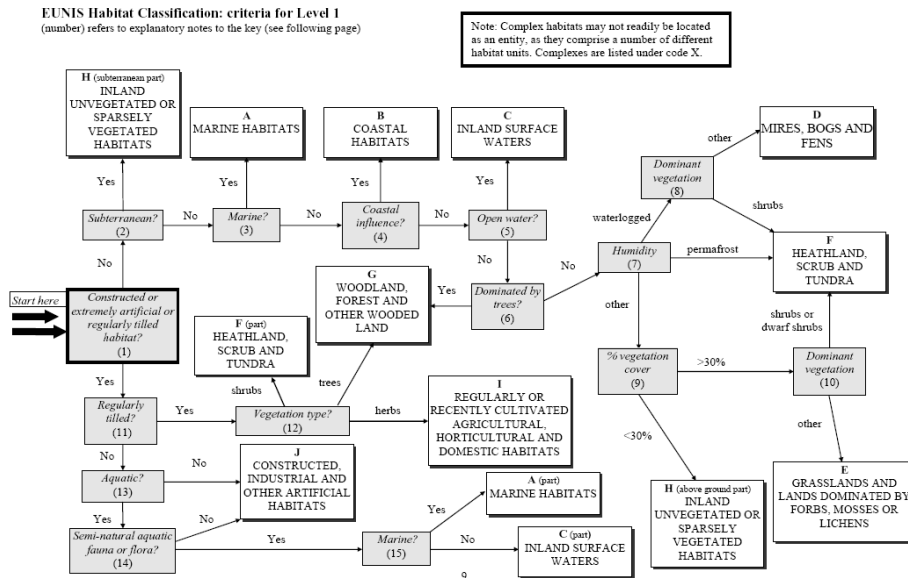
¹¹² Cynthia E. Davis, Dorian Moss & Mark Hill: *EUNIS Habitat Classification, Revised 2004*, Report to European Environment Agency 2004. De fleste habitater kan samtidig betragtes som biotoper, forstået som "områder med særlige miljøforhold, der er tilstrækkeligt ensartede til at understøtte en karakteristisk samling af organismer."



Europas habitater (til venstre) og biogeografiske regioner (til højre) efter EUNIS-klassifikationen. Grønne områder på habitatkortet er græs (lysest), hede/krat og skov (mørkest), beige områder er især landbrugsarealer, mens røde områder er byer og anlæg. Cirklerne viser fordelingen af habitattyper på biogeografiske regioner.

Habitaternes størrelse er ikke fast defineret på forhånd, men er delvist gjort afhængig af foreliggende forhold. Nogle habitater kan således være udstrakte, f.eks. tundra eller nåleskovsområder, mens andre som eksempelvis gejser eller huleåbninger er meget små. Som hovedregel er habitaterne dog på mindst 100m², nogenlunde svarende til det område, der benyttes af små vertebrater. Nogle habitater på denne størrelse (samlet under kode X) er dog så sammensatte, at de ikke lader sig indpasse uden en meget finmasket klassifikation – der dermed også vil være midlertidig og vanskeligt håndterbar.

EUNIS's habitater er organiseret hierarkisk. På det øverste niveau 1 findes 10 kategorier: a) marine habitater, b) kysthabitater, c) indlands overfladevand, d) moser og sumpe, e) græsland og områder domineret af alger, mosser og laver, f) hede, krat og tundra, g) skov, h) indlands ubevoksede områder, i) kultiverede landbrugs-, have- og parkområder, j) kunstige områder som veje, bygninger og industrianlæg. Afgrænsningen af kategorierne kan aflæses gennem et dikotomt organiseret beslutningsdiagram (se nedenfor), hvori de centrale – og sideordnede – parametre er menneskelig påvirkning, fysiske forhold (klima, vand og kulde), samt dominerende vegetation. På det overordnede niveau er vegetationen angivet som fysiognomiske livsformer (træer, buske, dværgbuske, urter, sump- og vandplanter), på de efterfølgende niveauer differentieres efter specifik artssammensætning.



Nøgle til EUNIS' habitat-klassifikation.

Det tredje projekt er det såkaldte BioHab-projekt.¹¹³ Hovedformålet har været at udvikle en metodologi, der giver mulighed for at lave vurderinger af udviklingen af den biologiske diversitet – forstået som arts-, ikke som økosystem-diversitet – på europæiske habitater. Den er specielt indrettet på at give mulighed for en relativt let monitorering af feltarbejdende botanikere, hvor land cover-projektet primært er indrettet på fjernmonitorering. BioHab anvender på højere niveau de raunkiærske livsformer. Det hænger sammen med, at der er tale om en habitat- og ikke en vegetationsklassifikation, og Raunkiærs livsformer er netop gode indikatorer på miljømæssige betingelser. For de overordnede kategoriers vedkommende anvendes derfor også såvel livsformer som miljøforhold, herunder menneskelig indflydelse, som centrale identifikatorer. Kategorier (eller syntaxa) på lavere niveauer, vil være af plantesociologisk art med brug af de tidligere nævnte relevéer eller plantelister med statistiske opgørelser over udbredelse, dækningsgrad etc.

Bio-Hab-rapporten definerer 'habitat' som "et landelement, der på konsistent vis kan defineres rumligt i felten med henblik på at definere de primære miljøer, hvori organismer lever."¹¹⁴ Dvs. der er tale om en operationel definition, der refererer til en bestemt type metodik. Klassifikationen af habitater er

¹¹³ R.G.H. Bruce et al. (eds.): *Handbook for Surveillance and Monitoring of European Habitats*, EU FP5 Project EVK2-CT-2002-20018, Alterra Reportnr. 1219, 2005.

¹¹⁴ Bruce et al. (2005), p. 12. Jf. også hertil Margit Bloch-Petersen, Jesper Brandt & Martin Olsen: "Integration of European habitat monitoring based on plant life form composition as an indicator of environmental change and change in biodiversity," in: *Danish Journal of Geography* 106 (2), 2006: pp. 61-74.

hierarkisk, og har som øverste lag 5 ”super-kategorier”: 1) bymæssige eller på anden måde konstruktionsprægede habitater (herunder haver og parker), 2) kultiverede habitater (bl.a. landbrug og frugtplantager), 3) områder med begrænset plantedække (bl.a. vandområder, is og klippegrund), 4) urtesamfund, samt 5) skov og krat. Herefter følger så for de to sidste kategoriers vedkommende en opdeling efter den procentvise tilstedeværelse af 16 (raunkiærske og andre) livsformer, der kan kombineres i 130 generelle habitatkategorier. Der kan så differentieres yderligere med brug af plantesociologiske kategorier (associationer) eller lokale betegnelser.

Ved registreringen af de enkelte områder efter BioHab-metoden anføres samtidig en række kvalificerende forhold som miljøbetingelser (fugtighed, næringsstofforhold, geomorfologi, jordbund etc.), menneskelige anvendelser og påvirkninger, tilstedeværende markante dyrearter mm. Disse forskellige lag kan så efterfølgende bearbejdes i diverse GIS-systemer.

Konvergens, syntaksonomi og biodiversitet

Vi stiftede i kapitel 4 bekendtskab med forskellige bud på optegnelser af biodiversitet over artsniveau, baseret på henholdsvis genealogiske relationer og forskelligheden af fænetiske træk. I dette kapitel har vi suppleret med to andre typer af optegnelser. På den ene side optegnelser over arts- eller organisme-grupper med konvergente egenskaber: fysiognomiske typer, livsformer, laug og funktionelle grupper. På den anden side optegnelser over plantesamfund, vegetationer, biotoper, habitater eller økosystemer. Dvs. grupperinger af organismer i sammenhængende kombinationer eller systemer.

Hvor de fysiognomiske (livsform-)grupper har et åbenlyst folketaksonomisk grundlag – som vi tidligere har set med opdelingen i træer, buske, urter, græsser etc. – er kortlægningen af laug og funktionelle grupper tættere forbundet med udviklingen af en økologisk tolkning af organismernes forbundethed. Biologisk diversitet bliver her synonym med funktionel diversitet. Optegnelsen af funktioner er dog langt fra så præcis og kohærent differentieret som de genealogiske og fænetiske opgørelser. Omvendt kan den funktionelle diversitet i en vis forstand betragtes som mere basal end både den genealogiske og den fænetiske. Det er trods alt den fortsatte varetagelse af økologiske funktioner, der overhovedet sikrer, at de øvrige diversiteter kan opretholdes. Derfor kan der også være god grund til at forsøge at identificere de funktioner, som fordres varetaget, ikke mindst når man står overfor en række betydelige ændringer i organismernes livsbetingelser, forårsaget af menneskelig aktivitet.

Også opdelingen af habitater, vegetationstyper eller økosystemer har grundlag i den folkelige taksonomi, hvor begreber som skov, eng, mose etc. er velkendte. Der er flere grunde til, at der ikke findes en entydig måde at foretage en klassifikation. For det første er man nødt til at vælge, om man vil tage udgangspunkt i levestedet, i fysiognomien, i de dominerende eller karakteristiske

planter. For det andet er der en række pragmatiske hensyn at tage: hvad skal klassifikationen anvendes til, og hvordan skal monitoringen foretages? Hvor høj detaljeringsgrad er påkrævet? Skal der sigtes efter ensartede arealstørrelser, eller skal størrelsen afpasses efter den enkelte biotop? For det tredje er det nødvendigt at forholde sig til økosystemernes dynamik, herunder til spørgsmålet om retning og klimaks. Skal vegetationer klassificeres efter placering i et teoretisk successionsforløb? For det fjerde, og vigtigst, er det nødvendigt at forholde sig til de massivt tilstedeværende menneskelige påvirkninger.

De fire nævnte europæiske klassifikationsprojekter forholder sig meget forskelligartet til disse valg. De illustrerer dermed fint tendensen mod pluralisme og pragmatik. De forskellige måder at klassificere de europæiske habitater, biotoper eller vegetationer er præget af hvert sit pragmatiske udgangspunkt. Det kan dels være brug af bestemte teknikker eller metodikker – på den ene side satellitovervågning på den anden side feltstudier – dels særlige hensigter med kortlægningen – registrering af overordnede forskydninger i anvendelse eller mere specifikke overvågninger af forandringer af mere lokal karakter.

En væsentlig del af arbejdet er rettet mod kortlægning af relativt uberørte habitater. Tre af de fire europæiske projekter har dette som hovedmål. Disse tre projekter skal alle ses i nær forbindelse med udvikling af fælleseuropæiske initiativer med henblik på beskyttelse af habitater eller biotoper, der betragtes som værdifulde men truede af menneskelig virksomhed. Etableringen af det såkaldte Natura 2000-netværk i tilknytning til specielt habitatdirektivet har fundet sted sideløbende med, og i nær tilknytning til de nævnte projekter.

Men hvorfor undgå de stærkt menneskeprægede områder i klassifikationen? Én begrundelse kan være, at mennesket betragtes som en decideret unaturlig faktor. Det har, som vi har set, været en tilbagevendende opfattelse. En anden og mere plausibel begrundelse er den, at klassifikationen skal sigte på de mest beskyttelseskrævende områder, og at den menneskelige indflydelse generelt gør visse former for klassifikation vanskelig at foretage. Dels er menneskelig påvirkning ofte så omfattende og uforudsigelig, at den undergraver livsbetingelser for arter, der har svært ved at omstille sig med kort varsel. Dels flytter mennesker rundt på planter og dyr på en måde, som det er svært at systematisere på det niveau, hvor klassifikationerne foretages.

Spørgsmålet er, hvilket type klassifikation, man skal tage udgangspunkt i, hvis man vil kortlægge – eller lave opgørelser af – den biologiske diversitet på det økosystemniveau, som Biodiversitetskonventionen udtrykkeligt nævner. Alle de nævnte klassifikationer befinder sig på dette niveau, selvom de bruger andre betegnelser som biotop, land cover, habitat, og association eller vegetation. Alle differencer til trods består den mest markante forskel i, om kun områder, der er relativt lidt påvirkede af menneskelig virksomhed, medtages eller ej.

Det centrale spørgsmål er, om den kulturelle diversitet, som kendetegner mennesker mere end andre arter, bør regnes med, når vi taler om biologisk diversitet, og hvordan den i givet fald skal håndteres. Skal vi, når vi ønsker at bevare en diversitet af økosystemer, inkludere ikke blot marker og parkanlæg,

men også lystbådehavne og markedspladser eller måske sågar lossepladser og motorvejsudfletninger? Det er det antagelig kun de færreste, der forventer. Og dog er også disse steder ikke blot levesteder for mange organismer, men tillige udtryk for den ekstreme diversitet i den mest avancerede organismes levevis. Netop spørgsmålet om menneskenes placering og den kulturelle diversitet vil være ét af hovedtemaerne i det følgende kapitel, hvor jeg skal forfølge idéen om en kvalitativ naturskala.